

**Contribution à l'étude de l'ovaire de la Poule
au cours du cycle annuel
et dans diverses conditions expérimentales**

THÈSE

*présentée et soutenue publiquement le 21 Décembre 1962
pour obtenir le grade de*

DOCTEUR EN MÉDECINE

par

M^{me} Andrée FLOQUET

Ancienne Externe des Hôpitaux de Nancy
Déléguée dans les fonctions d'Assistante d'Histologie
à la Faculté de Médecine de Nancy
Diplômée d'Hygiène et d'Action Sanitaire et Sociale
née le 20 Mars 1936 à Montier-en-Der (Haute-Marne)

Examineurs de la Thèse :

MM. LEGAIT, Professeur, *Président*
DOLLANDER, Professeur, *Juge*
RAUBER, Professeur, *Juge*
GRIGNON, Maître de Conf. agrégé, *Juge*



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Contribution à l'étude de l'ovaire de la Poule au cours du cycle annuel et dans diverses conditions expérimentales

THÈSE

*présentée et soutenue publiquement le 21 Décembre 1962
pour obtenir le grade de*

DOCTEUR EN MÉDECINE

par

M^{me} Andrée FLOQUET

Ancienne Externe des Hôpitaux de Nancy
Déléguée dans les fonctions d'Assistante d'Histologie
à la Faculté de Médecine de Nancy
Diplômée d'Hygiène et d'Action Sanitaire et Sociale
née le 20 Mars 1936 à Montier-en-Der (Haute-Marne)

Examineurs de la Thèse :

MM. LEGAIT, Professeur, Président
DOLLANDER, Professeur, Juge
RAUBER, Professeur, Juge
GRIGNON, Maître de Conf. agrégé, Juge

UNIVERSITÉ DE NANCY - FACULTÉ DE MÉDECINE

DOYEN : M. A. BEAU

ASSESSEUR : M. J. ROUSSEL

Doyens Honoraires

MM. LUCIEN, MERKLEN, Jacques PARISOT et P. SIMONIN

Professeurs Honoraires

MM. JACQUES, JEANDELIZE, FRUHINSHOLZ, SANTENOISE, CHAILLET-BERT,
HAMANT, BINET, ABEL, MUTEL, FRANCK, MELNOTTE, VERMELIN

Professeurs

Anatomie	M. BEAU
Anatomie pathologique	M. FLORENTIN
Chimie biologique	M. WOLFF
Bactériologie et Parasitologie	M. HELLUY
Clinique chirurgicale A	M. CHALNOT
Clinique chirurgicale B	M. BODART
Clinique Dermato-syphiligraphique	M. BEUREY
Clinique gynécologique	M. BERTRAND
Clinique médicale A	M. MICHON P.
Clinique médicale B	M. KISSEL
Clinique de Neurologie et Psychiatrie ..	M. ARNOULD G.
Clinique de Pédiatrie et Puériculture ..	M. NEIMANN
Clinique obstétricale	M. HARTEMANN J.
Clinique ophtalmologique	M. THOMAS
Clinique oto-rhino-laryngologique	M. GRIMAUD
Clinique Rhumatologique	M. LOUYOT
Clinique Stomatologique	M. GOSSEREZ
Clinique de Pneumo-phtisiologie	M. LAMY
Clinique des Voies urinaires	M.
Electro-radiologie clinique	M. ROUSSEL
Clinique de Neuro-chirurgie	M. LEPOIRE
Embryologie	M. DOLLANDER
Histologie	M. LEGAIT
Hydrologie thérapeutique et climatolo- gique	M. MERKLEN
Hygiène et médecine sociale	M. SENAULT
Médecine légale	M. HEULY
Médecine du travail et réadaptation	M. PIERQUIN

Pathologie chirurgicale	M. LOCHARD
Pathologie médicale	M. HERBEUVAL
Physiologie	M. ARNOULD P.
Physio-pathologie respiratoire	M. SADOUL
Physique	M. BURG
Stomatologie	M. HOUPERT
Thérapeutique	M. FAIVRE

Professeur à titre personnel

Physiologie	M. GRANDPIERRE
-------------------	----------------

Professeurs sans chaire

Anatomie pathologique	M. RAUBER
Obstétrique	M. RICHON
Ophthalmologie	M. CORDIER

Agrégés pérennisés

Médecine	M. HARTEMANN P.
Médecine	M. DUREUX
Médecine	M. LARCAN
Obstétrique	M. RIBON

Maîtres de conférences agrégés

Anatomie	M. CAYOTTE
Bactériologie	M. de LAVERGNE
Carcinologie	M. CHARDOT
Chimie	M. PAYSANT
Histologie	M. GRIGNON
Hygiène	M. DEBRY
Pathologie expérimentale	M. LACOSTE
Pharmacologie	M. LAMARCHE
Physique	M. MARTIN J.
Physiologie	M. BOULANGE

Agrégés en exercice

Chirurgie	M. BENICHOUX
Chirurgie	M. SOMMELET
Chirurgie	M. MICHON J.
Chirurgie	M. PREVOT
Chirurgie	M. GROSDIDIER
Chirurgie	M. VICHARD
Médecine	M.
Médecine	M. SCHMITT J.

Médecine légale et Médecine du Travail	M. PERNOT
Neurologie et psychiatrie	M. TRIDON
Neuro-chirurgie	M. LEPOIRE
Ophthalmologie	M. ALÇAN
Oto-rhino-laryngologie	M. WAYOFF
Pédiatrie et Puériculture	M. PIERSON M.
Pédiatrie et Puériculture	M. MANCIAUX

Chargés de cours

Anatomie	M. PREVOT
Cardiologie	M. FAIVRE
Chirurgie et orthopédie infantiles	M. BEAU
Gériatrie	M. HERBEUVAL
Hématologie et transfusion sanguine	M. STREIFF
Maladies infectieuses	M. GERBAUT
Maladies mentales	M. HACQUARD
Médecine expérimentale	M. SADOUL
Ophthalmologie	M. CORDIER
Pathologie obstétricale	M. HARTEMANN J.
Physiologie obstétricale	M. RICHON
Psychiatrie infantile	M. TRIDON
Psychologie	M. LAXENAIRE
Séméiologie et propédeutique chirurgicales	M. ANDRE

Agrégés libres

Chirurgie	M. ARNULF
Chirurgie	M. ANDRE

Secrétaire : M. SEUROT

La Faculté a arrêté que les opinions émises dans les dissertations qui lui seront présentées doivent être considérées comme propres à leurs auteurs et qu'elle n'entend ni les approuver, ni les imputer.



A NOTRE PRESIDENT DE THESE :

Monsieur le Professeur E. LEGAIT

Professeur d'Histologie

A NOS JUGES :

Monsieur le Professeur A. DOLLANDER

Professeur d'Embryologie

Monsieur le Professeur G. RAUBER

Professeur sans chaire d'Anatomie Pathologique

Monsieur le Professeur agrégé G. GRIGNON

Maître de Conférences agrégé d'Histologie

A MES PARENTS,

en témoignage de ma reconnaissance
et de ma profonde affection

A MON MARI,

A MES ENFANTS : PASCALE, BRIGITTE et CLAIRE,

A TOUS LES MIENS,

A TOUS MES AMIS.

SERMENT

SUR MA CONSCIENCE, EN PRESENCE DE MES MAITRES
ET DE MES CONDISCIPLES, JE JURE D'EXERCER LA MEDECINE
SUIVANT LES LOIS DE LA MORALE ET DE L'HONNEUR, ET
DE PRATIQUER SCRUPULEUSEMENT TOUS MES DEVOIRS
ENVERS LES MALADES, MES CONFRERES ET LA SOCIETE.

Contribution à l'étude de l'ovaire de la Poule
au cours du cycle annuel
et dans diverses conditions expérimentales

AVANT-PROPOS

Monsieur le Professeur E. LEGAT a bien voulu nous accueillir dans son laboratoire en 1956. Il a depuis lors guidé et conseillé inlassablement nos recherches, ne nous ménageant pas son aide. Nous avons acquis à ses côtés l'habitude d'une observation rigoureuse. Nous lui devons le sujet de ce travail. Nous lui exprimons ici notre respectueuse gratitude.

Monsieur le Professeur A. DOLLANDER nous a fait découvrir et aimer l'embryologie, quand, au début de nos études médicales, nous suivions son enseignement. Il nous a toujours témoigné beaucoup de bienveillance. Nous sommes particulièrement heureuse de le compter parmi nos juges.

Nous gardons de l'enseignement de Monsieur le Professeur G. RAUBER un très vivant souvenir. Nous sommes heureuse de l'avoir compté parmi nos maîtres de clinique. Nous avons pu admirer son dévouement auprès des malades. Nous le remercions d'avoir bien voulu faire partie de notre jury.

Les premiers éléments de technique histologique nous ont été enseignés par Monsieur le Professeur Agrégé G. GRIGNON. Il a su nous communiquer son enthousiasme pour l'histologie. Nous avons très souvent abusé de son temps, et nous lui devons d'avoir pu mener à bien ce travail. Nous sommes heureuse de lui dire notre reconnaissance.

Il nous est agréable d'évoquer ici les maîtres qui au cours de notre externat nous ont prodigué leur enseignement. Monsieur le docteur DE REN, Monsieur le docteur GERBAUT, Monsieur le Professeur MICHON, Monsieur le Professeur KISSEL, Monsieur le Professeur NEIMANN, Monsieur le Professeur HEULLY. Nous gardons un excellent souvenir des mois passés dans leurs services.

Nous avons toujours trouvé auprès de Madame le docteur H. LEGAIT une aide bienveillante et spontanée. Nous avons profité, pour mener à bien ce travail, d'un important matériel qu'elle a mis à notre disposition. Nous l'en remercions.

Depuis de nombreuses années nous avons travaillé aux côtés de Madame le docteur M. GRIGNON, d'abord comme étudiante, puis pour assurer l'enseignement pratique de l'histologie. Notre amitié n'a jamais cessé. Nous sommes heureuse de la mentionner ici.

Nous avons apprécié l'aide de Mademoiselle M.-A. RAMPONT et de Mademoiselle M. FRANÇOIS, à qui nous devons la préparation de plusieurs séries d'ovaires. Mademoiselle C. THOUVENOT a dactylographié cette thèse. Qu'elles soient assurées de toute notre reconnaissance.

INTRODUCTION

Il existe chez la Poule un cycle génital particulièrement bien marqué. En effet après une période de ponte, la Poule peut couvrir pendant environ trois semaines, peut présenter une mue et traverser une période de repos sexuel qui précède d'ordinaire une nouvelle époque de ponte. Ce cycle met en jeu des contrôles endocriniens complexes. Si l'influence de certaines hormones sur la ponte a été très étudiée, si des modifications de certaines glandes endocrines, parallèles aux étapes du cycle génital, ont été décrites, l'étude de la structure même de l'ovaire n'a été abordée que d'une manière fragmentaire. C'est pourquoi nous avons entrepris l'analyse histologique de l'ovaire.

Dès le début de ce travail une question a retenu notre attention : Existe-t-il chez la Poule, comme chez les Vertébrés vivipares et certains Vertébrés ovipares ou ovovivipares, une formation, développée aux dépens du follicule rompu, et qui pourrait être comparée au corps jaune des Mammifères ? Les essais réalisés pour mettre en évidence la Progestérone au niveau du follicule ovarien de la Poule se sont longtemps soldés par des échecs, si bien que les auteurs classiques ont souvent répondu par la négative à cette question. Mais il semble bien, cependant, d'après certaines expériences, que le follicule ovarien ait une influence sur le moment de l'oviposition, c'est-à-dire sur le transit tubaire ; d'autre part la Progestérone ou une hormone semblable a été isolée dans le sang de la Poule, même en dehors des périodes d'activité sexuelle, et chez le Coq, mais non chez le Chapon. Récemment identifiée sur les chromatogrammes d'extraits d'ovaires ou de follicules, sa présence a été confirmée par radioautographie. Il nous a donc paru intéressant, nous appuyant sur ces données nouvelles, de suivre le devenir du follicule après la ponte, et de tenter d'apporter une réponse à cette question encore fort débattue.

Dans la première partie de notre travail nous décrirons la structure de l'ovaire au cours des trois étapes du cycle génital : Ponte, Couvaion et Repos sexuel.

Nous nous sommes attachée en particulier à l'étude de l'évolution des follicules ovariens, des modifications qu'ils subissent après la ponte ovulaire (follicules post-ovulatoires), des modes de dégénérescence de certains d'entre eux (follicules atrétiques).

Nous avons étudié les cellules qui, chez la Poule, peuvent appartenir à la glande interstitielle ; nous avons recherché enfin s'il existe au cours de la couvaion des formations ovariennes particulières.

Dans la seconde partie de notre travail nous ferons état de quelques modifications morphologiques de la structure de l'ovaire, provoquées par certains traitements hormonaux.

PREMIÈRE PARTIE

Matériel et Techniques

Historique

Structure de l'ovaire
au cours du cycle génital

CHAPITRE PREMIER

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

1. — Matériel.

Notre étude a été effectuée chez 31 Poules Rhode-Island sacrifiées aux différentes époques du cycle génital. Nous avons ainsi pu étudier l'ovaire de 12 Poules en période de ponte, 16 au cours de la couvaison et des jours qui la suivent et 3 au cours de l'époque de repos. Les tableaux I, II et III, indiquent pour chaque sujet examiné, son poids, le poids de son ovaire, la période de l'année où il a été sacrifié.

Numéro	Epoque	Poids corporel en grammes	Poids de l'ovaire en grammes	Observations
158	Janvier	3.010	96	
163	Janvier	2.250	40	
276	Mai	1.734		
300	Mai	2.495	70	1 œuf dans l'utérus
301	Juin	2.578	32,40	reprise de ponte depuis 15 jours, après 1 mois d'arrêt.
47	Août	2.550	102	Poule pondeuse à grande crête.
48	Août	1.660	33	Un œuf avec coquille dans le cloaque.

TABLEAU I
Poules sacrifiées en période de ponte.

Numéro	Jour de la couaison	Poids corporel (grammes)	Poids de l'ovaire (grammes)
32	3 ^e	2.240	7
33	5 ^e	2.230	4,3
34	6 ^e	2.220	7,5
35	8 ^e	2.230	8,5
42	10 ^e	2.120	4,5
36	11 ^e	2.050	2,5
43	14 ^e	2.020	3,1
41	15 ^e	2.080	4,2
39	18 ^e	2.000	8,3
40	19 ^e	1.980	2,9
45	20 ^e	2.015	5,7
44	21 ^e	1.820	2,7
310	23 ^e	1.645	1,3
46	24 ^e	1.640	1,7
311	36 ^e		2
50	45 ^e	1.475	1,90

TABLEAU II

Poules sacrifiées au cours de la couaison ou des jours qui la suivent.

Numéro	Durée de l'arrêt de ponte	Poids corporel en grammes	Poids de l'ovaire en grammes
124	1 semaine septembre	2.428	3,5
IV	3 semaines novembre	1.880	2
171	plus de 2 mois février	2.248	2,9

TABLEAU III

Poules en période de repos sexuel.

— Nous avons d'autre part pratiqué l'examen histologique de l'ovaire de 34 Poules traitées par des injections d'œstrogènes (cyclœstrol), de progestérone, d'hormones gonadotropes sérique et chorionique, de réserpine et d'amphénone. Par ailleurs 6 Poules

ont reçu pendant 1 à 4 semaines une alimentation comprenant 0,1 % de 2 amino - 5 nitrothiazole.

Les tableaux IV, V, VI, VII, VIII et IX, résument les protocoles expérimentaux.

1°) HORMONE GONADOTROPE CHORIONIQUE.

Numéro	Dose quotidienne	Durée du traitement (jours)	Dose totale reçue	Epoque	Différence du poids corporel en grammes entre le début et la fin de l'expérimentation	Poids de l'ovaire (grammes)
186	1.000 U	5 j	5.000 U	Mai	— 295	39
184	1.000 U	6 j	6.000 U	Mai	+ 40	un œuf d ^s utérus 98

2°) HORMONE GONADOTROPE SERIQUE.

IX	200 U	15 j	3.000 U	Novemb. Décemb. (repos)	— 133	132,5
58	400 U	28 j	10.000 U	Juin Juillet	— 563	82
61..	5.000 U	5 j	25.000 U	Juin	— 4	81

3°) HORMONE GONADOTROPE extraite de l'urine de femme enceinte.

VII	400 U	8 j	3.200 U	Novemb.	+ 42	4,50
-----	-------	-----	---------	---------	------	------

TABLEAU IV

Traitement par les hormones gonadotropes.

Numéro	Epoque	Dose totale reçue	Durée du traitement (jours)	Différence du poids corporel en grammes entre le début et la fin de l'expérimentation	Poids ovaire grammes	Observations
89	Mai	1 mg 50	11 j	+ 30	49,5	Poule pondeuse un œuf dans l'oviducte
92	Mai	5 mg	10 j	— 90	65,5	
111	Novemb.	12 mg 5	10 j	+ 116	0,6	
70	Juin Juillet	33 mg	22 j	— 106	1,5	
160	Janvier	10 g	5 j	Poids fin expérimentation 1.920	1,3	
159	Juin	15 g	10 j	2.625	4	

TABEAU V

Poules Traitées par un œstrogène : (Dihydroxydiphénylhéxane ou cycloestrol)

Numéro	Epoque	Dose totale reçue	Durée du traitement (jours)	Poids ovaire (grammes)	Observations
271	Juin	30 mg	12 j	5	mue légère, perd ses plumes.
205	Juin	30 mg	12 j	4,2	
VIII	Novemb.	30 mg	12 j	3,4	poule un peu grasse. un œuf dans l'utérus avec coquille.
2 B	Sept.-Oct.	30 mg	6 j	1,61	
273	Juin	15 mg	12 j	6,5	
270	Juin	15 mg	6 j	43	un œuf nain. poule grasse un peu œdémateuse.
10 B	Sept-Oct.	15 mg	6 j	43,91	grasse
277	Juin-Juill.	10 mg	10 j	47,31	grasse ; un œuf sans coquille dans l'utérus ; quelques follicules de grand diamètre jaune verdâtres.
20 B	Sept.-Oct.	10 mg	6 j	82,36	poule grasse, un peu œdémateuse.
279	Juin-Juill.	7,5 mg	12 j	14,11	grasse.
272	Juin	7,5 mg	6 j	54	grasse et œdémateuse.
278	Juin-Juill.	6 mg	12 j	59,41	grasse ; un œuf avec coquille dans l'utérus.
15 B	Sept.-Oct.	6 mg	6 j	63,90	grasse.

TABEAU VI

Traitement par la progesterone.

Numéro	Dose totale reçue	Durée du traitement (jours)	Différence du poids corporel en grammes Début à fin trait.	Poids de l'ovaire en grammes
36 B	5 mg 50	26 j	— 390	3,11
31 B	5 mg 50	26 j	— 612	2,77
34 B	3 mg 50	16 j	— 399	2,81
35 B	3 mg 50	16 j	— 317	1,55
38 B	1 mg 50	6 j	— 211	54,95

TABLEAU VII
Traitement par la réserpine.

Numéro	Durée du traitement (jours)	Différence du poids corporel en grammes début à fin exp.	Poids de l'ovaire en grammes
37 B	7 j	— 90	24,76
25 B	7 j	— 200	14,41
21 B	17 j	— 314	3,62
22 B	17 j	— 261	1,71
24 B	30 j	— 844	1,8
28 B	30 j	— 724	1,16

TABLEAU VIII
Traitement par le 2 amino-5-nitrothiazole.

Numéro	Epoque	Dose quotidienne	Durée du trait. en jours	Poids de l'ovaire en grammes
166	Février	100 mg	8 j	2,3
170	Mars	200 mg	18 j	2,3
179	Mars-Avr.	200 mg	29 j	6,94
180	Avril-Mai	200 mg	38 j	27

TABLEAU IX
Traitement par l'Amphénone.

Numéro	Epoque	Age des follicules post-ovulatoires observés au niveau de l'ovaire
1	Mai	5, 7, 8, 10 et 11 jours
6	Juin	1 à 3 heures (œuf retrouvé au niveau du magnum) 1, 2, 3, 4 et 7 jours
2	Août	1 à 3 heures (œuf retrouvé au niveau du magnum) 1, 2, 3, 4 et 5 jours
4	Août	1, 2, 4, 7 et 8 jours
7	Août	1, 2, 4 et 5 jours

Poules sacrifiées en période de ponte, consacrées plus particulièrement à l'étude des follicules post-ovulaires récents.

2. — Techniques histologiques et histochimiques.

Les ovaires prélevés ont été fixés pour une part dans le liquide de Bouin Hollande ou le Bouin Hollande Sublimé, pour l'autre dans le Formol neutralisé à 10 %.

Après inclusion à la paraffine, les ovaires fixés au Bouin Hollande ont été débités en coupes sériées. Les pièces fixées au formol ont été coupées au microtome à congélation.

Nous avons utilisé comme méthode de coloration de routine la classique méthode de MASSON. D'autre part nous nous sommes adressée à plusieurs techniques histochimiques : méthode de Mc MANUS HOTCHKISS ; PAS-orange ; coloration par l'aldéhyde fuchsine et le bleu Alcian à ph 0,2 ou à ph 3 avec ou sans oxydation permanganique préalable ; recherche de la métachromasie par le bleu de toluidine à ph 4 ; coloration par le bleu de méthasol selon KLUVER et BARRERA ou l'hématéine acide de BAKER pour la mise en évidence des phospholipides ; coloration par le Soudan IV et la méthode de LORRAIN-SMITH au bleu de Nil pour la recherche des lipides ; examen au microscope à contraste de phase et en lumière polarisée ; réaction à la digitonine et test de SCHULTZ pour la mise en évidence du cholestérol ; technique de BARNETT et SELIGMAN pour la détection des groupements disulfures ; réaction de PERLS pour la mise en évidence du fer.

CHAPITRE II

MORPHOLOGIE DE L'OVAIRE

I

MORPHOLOGIE GÉNÉRALE

L'appareil génital est constitué chez la Poule par un ovaire gauche et l'oviducte correspondant qui s'abouche dans le cloaque. Il est situé dans la moitié gauche de la cavité abdominale où ses rapports ont été décrits par PETIT (1948). Nous n'insisterons pas sur le caractère original de cet appareil génital qui ne possède qu'une seule gonade chez l'adulte ; la régression de la gonade droite et des voies vectrices correspondantes est bien connue et a été longuement étudiée du point de vue morphologique et expérimental.

En période de ponte l'ovaire est volumineux ; son aspect est tel qu'on a pu le comparer à une grappe de raisin. En réalité on peut lui reconnaître à l'œil nu une région périphérique formée par la juxtaposition de nombreux ovocytes et une région interne d'importance beaucoup plus réduite et d'aspect homogène. Ces deux régions correspondent aux classiques zones corticale et médullaire de l'ovaire. Les ovocytes situés à la périphérie de l'ovaire sont de taille variable depuis le grain de mil jusqu'à la sphère de 3 centimètres de diamètre qui représente l'ovule à maturité. Lorsqu'ils ont acquis une certaine taille les ovocytes apparaissent rattachés au stroma ovarien par un pédicule conjonctivo-vasculaire dont la largeur peut atteindre 5 millimètres pour l'ovule arrivé à maturité.

Chaque ovocyte est entouré presque entièrement par deux enveloppes vasculaires latérales. Cependant une zone médiane apparaît dépourvue de vaisseaux : elle forme la ligne de déhiscence de l'ovule.

Après la ponte ovulaire, la membrane conjonctivo-vasculaire qui entourait l'ovule se rétracte et acquiert fréquemment la forme d'une cupule pédiculée, allongée en forme de figue, qu'on a désignée sous le nom de calice. On peut observer à la surface de l'ovaire en période de ponte plusieurs calices en voie de régression cicatricielle qui sont mêlés aux ovules qui achèvent leur maturation.

En dehors de la ponte, en période de repos sexuel, on assiste à une involution marquée de l'ovaire dont le poids varie entre 2 et 4 grammes. Il est alors difficile de lui reconnaître macroscopiquement une zone corticale et une zone médullaire.

A l'époque de la couvaison, l'ovaire subit dès les premiers jours une involution pondérale. Il pèse alors de 2 à 8 grammes ; il acquiert l'aspect d'un organe plus homogène qu'en période de ponte, cependant sa surface est irrégulière et on peut y identifier des ovocytes dont la taille est comparable à celle d'un grain de mil.

De ces constatations, au demeurant banales, il ressort que le cycle génital s'accompagne de très importantes modifications de l'aspect et du volume de l'ovaire. Nous verrons plus loin que l'ovaire présente aussi à considérer des modifications de structure.

II

STRUCTURE DE L'OVAIRE

Avant de faire état de nos observations personnelles, nous examinerons les travaux qui ont déjà été consacrés à l'étude histologique de l'ovaire chez la Poule.

Il en est de l'évolution des follicules ovariens de la Poule comme de ceux de la plupart des espèces. Les uns évoluent vers la ponte ovulaire, ils se rompent, libèrent l'ovule qu'ils contiennent et subissent des modifications morphologiques qui évoluent dans leurs grandes lignes la formation du corps jaune des Mammifères. Les autres follicules n'atteignent pas le stade de la

ponte ovulaire, ils dégénèrent et peuvent être comparés aux follicules involutifs ou atrétiques des Mammifères.

Nous étudierons successivement le stroma de l'ovaire, la structure des follicules évolutifs et des follicules post-ovulatoires qui en naissent après la ponte ovulaire et celle des follicules involutifs ou atrétiques. Nous serons amenée à examiner enfin le problème des cellules interstitielles. Dans le but d'alléger notre exposé, nous suivrons ce plan aussi bien pour l'analyse des travaux antérieurs que pour la description de nos propres observations.

HISTORIQUE

1) Follicules ovariens.

Les premières descriptions détaillées de la structure du follicule ovarien chez les oiseaux datent du début du siècle.

M. LOYEZ (1905) décrit autour de l'ovocyte une *granulosa* très développée à laquelle elle reconnaît deux couches, et une *thèque conjonctive*. La *granulosa* interviendrait vraisemblablement dans la vitellogenèse pour l'auteur.

DUBUISSON (1906) décrit la formation du vitellus chez le moineau. Cette formation serait précédée d'une vacuolisation de l'ooplasmе, vacuolisation qui progresse rapidement à partir d'une couche concentrique à la périphérie de l'ovule. Le dépôt de vitellus apparaît en premier lieu dans les vacuoles initiales puis se poursuit dans les sens centripète et centrifuge.

PEARL et BORING (1918) donnent du follicule ovarien de la Poule domestique une description plus complète. Ils lui reconnaissent une *granulosa* entourée par deux *thèques*, l'un interne, l'autre externe. La *thèque interne* contient de grosses cellules à cytoplasme chromophile et d'aspect vacuolaire. Bien que l'on puisse observer également des cellules semblables dans différentes régions de l'ovaire, elles ne représenteraient pas les « véritables cellules interstitielles ». Ces dernières, en effet, dispersées dans tout le stroma ovarien et en particulier à sa périphérie possèdent un cytoplasme rempli de granulations.

HETT (1923) décrit à son tour le follicule mûr chez le Choucas. L'ovule est entouré par un épithélium folliculaire monostratifié où les mitoses seraient fréquentes. Une membrane basale bien marquée sépare cet épithélium des *thèques* : *thèque interne* riche en noyaux et en fibres collagènes, *thèque externe* formée de fibrilles élastiques et de fibres collagènes plus nombreuses que dans

la thèque interne. L'auteur ne fait pas mention de cellules thécales claires.

NOVAK et DUSCHAK (1923) donnent du follicule de 4 mm de diamètre chez la Poule une description comparable. Ils distinguent les mêmes enveloppes du follicule que PEARL et BORING et HETT.

FELL (1925) souligne chez la Poule la richesse des cellules de l'épithélium folliculaire en chondriosomes. La thèque interne contient des cellules que l'auteur appelle « lutéales » et qui seraient difficiles à mettre en évidence par les méthodes ordinaires. La thèque externe, fibreuse, est occupée par un plexus vasculaire et des cavités irrégulières non vasculaires.

KOCH (1926) fait état de l'existence dans l'ovaire de la Poule d'une région corticale et d'une région médullaire. Peu avant la ponte ces deux régions se développent rapidement, les follicules s'accroissent dans la région corticale tandis que les formations conjonctives et musculaires de la médullaire deviennent plus importantes et lui donnent un aspect compact. Il est alors difficile de reconnaître la zone de séparation entre ces deux régions. A la fin de la période de ponte, l'ovaire régresse, l'accroissement des follicules est lent, la région médullaire possède des espaces lymphatiques développés.

MARZA et MARZA (1935) décrivent au niveau de l'épithélium folliculaire de l'œuf de Poule deux catégories de cellules après fixation par le bichromate : les unes (« Schutzzellen ») sont chromophiles, les autres (« Narzellen ») sont au contraire chromophobes. Les auteurs pensent que les cellules folliculaires élaborent activement le vitellus, ce que suggèrent leurs caractères cytologiques ; par contre le cholestérol proviendrait des cellules de la thèque interne et ne ferait que traverser l'épithélium folliculaire.

NISHIZUKA (1954) a publié une étude histochimique de l'ovaire des oiseaux. Pour lui la structure fondamentale du follicule ovarien chez les oiseaux est semblable à celle de ce même follicule chez les Mammifères. Cependant la granulosa est réduite chez les oiseaux à un petit nombre d'assises cellulaires.

Les cellules folliculaires des petits follicules contiennent de petites gouttelettes graisseuses ; au niveau des gros follicules, certaines cellules possèdent une basophilie relativement faible, d'autres sont légèrement acidophiles. Ces cellules de la granulosa sont pour NISHIZUKA des cellules sécrétrices.

Quant aux cellules de la thèque interne, elles contiennent des gouttelettes lipidiques, de taille modérée, biréfringentes, donnant un résultat positif au test de SCHULTZ, faiblement fluorescentes et solubles dans l'acétone.

— L'évolution du follicule a été étudiée par d'assez nombreux auteurs. Comme nous l'avons déjà rappelé, il est possible de distinguer des follicules qui sont remaniés après l'ovulation et constituent ce que nous désignerons sous le nom de « follicules post-ovulatoires », et des follicules dégénératifs que l'on peut appeler également « atrétiques ».

2) Follicules post-ovulatoires.

Dès 1896 GIACOMINI écrit que chez les Elasmobranches, les Amphibiens et les Oiseaux les cellules folliculaires ne sont pas expulsées au moment de la rupture du follicule ovarien mais qu'elles demeurent à l'intérieur de l'ovisac comme chez les Mammifères. Elles participent alors éventuellement à la formation « d'un corps jaune ».

Pour STIEVE (1918) le follicule rompu a disparu complètement 10 à 14 jours après l'ovulation. Il se présente tout d'abord comme une formation molle et vide qui se contracte, acquiert alors une structure compacte en demeurant rattaché à la région corticale de l'ovaire par un pédicule. D'autre part cette formation est caractérisée par le fait qu'elle contient une substance grasseuse de coloration jaune.

PEARL et BORING (1918) distinguent des « corps jaunes » issus des follicules rompus en voie de régression et des follicules atrétiques. Le « corps jaune » naîtrait d'une prolifération des cellules de la thèque interne du follicule tandis que les cellules de la granulosa se rassemblent dans la cavité laissée libre par le départ de l'ovule et y dégénèrent.

Les cellules issues de la thèque interne demeurent séparées de la thèque externe par des espaces irréguliers contenant des vaisseaux sanguins. Elles possèdent un cytoplasme rempli de vacuoles et un noyau petit, très colorable, rejeté souvent en périphérie. Par ailleurs les auteurs y décrivent des enclaves de couleur jaune qui finissent par envahir le cytoplasme tout entier avant la dégénérescence de la cellule. Analysant les propriétés de ce

pigment, PEARL et BORING le considèrent comme semblable à celui que contient le corps jaune des Mammifères.

HETT (1923) décrit au cours de la première journée qui suit la déhiscence de l'ovule chez le Choucas un épaissement de l'épithélium folliculaire qui de simple devient stratifié. Les noyaux de ses cellules présentent précocement des signes de dégénérescence tandis que leur cytoplasme s'emplit peu à peu de vacuoles. Entre ces cellules viennent s'insinuer de fines fibres collagènes. Au cours de cette évolution du follicule post-ovulatoire, la membrane basale acquiert en certains points un aspect plissé ; elle s'épaissit et pénètre entre les cellules folliculeuses. En dehors de cette basale l'auteur décrit une couche intermédiaire, produite par l'arrachement de la membrane basale qui se détache des thèques, et où viennent s'accumuler des cellules venant de la thèque interne. Le tissu conjonctif des thèques s'épaissit. Les noyaux des cellules conjonctives présentent des signes de dégénérescence (caryolyse et carvorhexis) tandis que leur cytoplasme devient plus apparent et se charge de gouttelettes. Au terme de l'évolution cependant, on observe un amincissement des enveloppes conjonctives dont l'aspect contraste avec la hauteur de l'épithélium folliculaire parcouru par des fibres collagènes. Dans le follicule rompu apparaît un pigment jaune, colorable par le Soudan, que l'on peut observer uniquement dans le tissu conjonctif.

NOVAK et DUSCHAK (1923) qui désignent les follicules rompus sous le nom de calices, décrivent eux aussi un épaissement de l'épithélium folliculaire qui apparaît pluristratifié et dont les cellules sont polyédriques. La thèque interne, bien vascularisée, contient des cellules pauvres en cytoplasme dont les noyaux sont volumineux et arrondis. La thèque externe est fibrillaire. On observe également des bourgeons conjonctifs fibrillaires qui rayonnent dans l'épithélium folliculaire. Un peu plus tard les bords libres du « calice » se rejoignent, les différentes régions du follicule perdent leur individualité pour laisser place à une masse centrale de cellules emplies de graisse, entourée par une bande conjonctive bien vascularisée. Plus tard encore, de délicats faisceaux de tissu conjonctif envahissent la masse cellulaire et y délimitent des territoires occupés par de grandes cellules vacuolaires chargées d'un pigment jaune. Pour les auteurs, ces cellules seraient des phagocytes et l'aspect histologique de la formation qui naît du follicule post-ovulatoire n'évoque pas que cette formation ait une activité endocrinienne. Pourtant il est possible que les produits de dégénérescence soient de nouveau utilisés dans l'organisme après avoir

été phagocytés. NOVAK et DUSCHAK constatent que la partie interne de la thèque interne et les bourgeons conjonctifs qui traversent l'épithélium folliculaire sont colorés par le Soudan; à un stade plus tardif les cellules de la granulosa seraient elles-mêmes colorées.

Les auteurs, en conclusion, admettent chez la Poule la formation d'un « corps lutéal » rudimentaire qui pourrait selon eux exercer une action spécifique sur l'ovule dans l'oviducte.

Pour FELL (1925) le processus d'involution du follicule rompu diffère peu du processus d'atrésie. La cavité folliculaire encombrée de sang, est entourée par la granulosa très épaissie, tapissée par une basale sinueuse et décollée de la thèque interne dont elle est séparée par une grande quantité de sang. Les cellules folliculaires se chargent de graisse, et emplissent la cavité du follicule que l'auteur compare à une masse de tissu adipeux. Par ailleurs des cellules bourrées d'enclaves lipidiques apparaissent dans la couche externe fibreuse, de la thèque interne. Dans le même temps apparaît un pigment jaune en grande abondance. Le stade final de cette évolution est identique à celui qui est décrit par le même auteur pour les follicules atrétiques et que nous examinerons plus loin.

Dans ses conclusions, FELL estime que ce mode d'évolution n'est pas différent d'une dégénérescence adipeuse banale, et qu'il ne présente aucune ressemblance avec celui qui, chez les Mammifères, aboutit à la formation du corps jaune.

Cette opinion est partagée par CUNNINGHAM et SMART (1934) qui pensent qu'après rupture le follicule ne présente à aucun moment les caractères essentiels du corps jaune des Mammifères. Chez les ovipares disent-ils, le follicule rompu involue immédiatement et disparaît.

A l'inverse, DAVIS (1942), admet que le follicule post-ovulatoire des oiseaux est l'homologue du corps jaune des Mammifères. Pour lui la régression de ce follicule est très rapide. Il lui reconnaît plusieurs stades successifs dont chacun aurait une durée de 1 jour. Au cours du premier stade le follicule entier est collabé, sa lumière contient des débris de cellules de la granulosa et quelques érythrocytes venant des capillaires de la thèque. Les cellules de la granulosa s'arrondissent, les deux théques ne montrent pas de modifications importantes. Le trait caractéristique du deuxième stade reconnu par DAVIS est l'épaississement de la

membrane basale qui habituellement pénètre par endroits entre les cellules de la granulosa. Pendant ce temps des vacuoles apparaissent dans les cellules de la granulosa. Au cours du stade suivant la membrane basale disparaît, la vacuolisation des cellules de la granulosa s'accroît, tandis que ses cellules envahissent la cavité folliculaire. Enfin, 4 jours après l'ovulation, le follicule post-ovulatoire contient une masse de cellules vacuolaires et de phagocytes. Son volume est environ moitié de ce qu'il était au début de son évolution. La régression de cette formation se poursuit ensuite plus lentement. On n'observe plus que quelques cellules vacuolaires et quelques phagocytes entourés par le conjonctif des thèques qui est disposé en deux couches distinctes et disparaît ensuite graduellement. Si pour DAVIS le follicule post-ovulatoire des Oiseaux est l'homologue du corps jaune des Mammifères, il diffère cependant de ce dernier par la rapidité de sa régression et par l'absence de prolifération de sa granulosa et de ses thèques. Cependant sa signification fonctionnelle est certainement différente et à l'appui de cette hypothèse DAVIS fait appel au fait que, selon BIDDLE et SCHOOLEY (1938), le follicule post-ovulatoire des oiseaux ne contient pas de progestérone.

C'est par l'expérimentation que ROTHCHILD et FRAPS (1944) cherchent à élucider le rôle du follicule ovarien rompu. L'ablation du follicule déhiscent, ou du follicule et de l'œuf le plus proche de sa maturation, faite au moment où l'ovule issu de ce follicule est dans l'oviducte, entraîne en général la rétention de l'œuf au-delà de l'heure normale de ponte. La plupart des œufs sont ainsi retenus de 1 à 7 jours. L'excision d'autres parties de l'ovaire, sans ablation simultanée du follicule le plus récemment rompu, n'entraîne pratiquement jamais une rétention comparable de l'œuf dans l'oviducte. Il apparaît donc que le follicule rompu joue un rôle important dans le déterminisme de la ponte de l'œuf qu'il contenait.

BRETSCHNEIDER et WIT (1947) décrivent chez les Oiseaux un « corps jaune » post-ovulatoire. Les cellules « lutéiniques » se formeraient à partir des cellules de la granulosa et des cellules de la thèque et n'envahiraient pas la totalité de la cavité laissée libre par le départ de l'ovule. La dégénérescence de ces formations donnerait naissance à des corpora albicantia, mais les cellules « lutéiniques » d'origine thécale pourraient persister.

Pour NISHIZUKA (1954) les oiseaux ne possèdent pas de corps « lutéiniques ».

Après avoir passé en revue ces travaux, pour la plupart morphologiques, sur l'éventualité de la présence d'un « corps jaune » chez la Poule il nous reste à rapporter des travaux qui ont fait appel à d'autres techniques. La progestérone existe dans le sang de la Poule en période de ponte à un taux de 0,33 μ g par millilitre de plasma. (FRAPS, HOOKER et FORBES : 1948-1949). Elle existe aussi chez le coq, et chez la Poule au repos sexuel. Les concentrations les plus importantes s'élèvent à 3 μ g par millilitre de plasma. Cependant la signification de ce fait demeure inconnue. LAYNE, COMMON, MAW et FRAPS (1957) écrivent que l'ovaire des oiseaux ne contient aucune structure analogue au corps jaune des Mammifères, cependant ils mettent en évidence la présence de progestérone dans des extraits d'ovaire en utilisant des méthodes de chromatographie et de radioautographie. Ces mêmes auteurs identifient également de la progestérone dans des extraits de follicules en voie de maturation et dans des extraits de follicules rompus, mais les quantités de progestérone contenues dans l'ovaire seraient très faibles.

BRARD (1962) pense, après avoir étudié les différents mécanismes qui règlent la ponte, que l'ovaire élabore de la Progestérone en quantités physiologiquement actives. La Progestérone pourrait, selon lui, servir de relais commun aux deux mécanismes de l'ovulation et de l'oviposition.

3) Follicules atrétiques.

De nombreuses observations relatives à l'atrésie folliculaire ont été publiées. Les plus anciennes semblent remonter à 1882, année où VON BRUNN décrit chez le moineau, la mésange et le pigeon, une invasion de la granulosa par des « cellules étoilées qui pénètrent secondairement dans l'œuf pour y former un véritable réticulum ». Peu à peu l'ooplasmе disparaît et les éléments cellulaires intrafolliculaires se transforment en cellules conjonctives.

HENNEGUY (1894) décrit l'atrésie folliculaire chez la cigogne.

Il note une hypertrophie de la granulosa tandis que la cavité folliculaire est envahie par des cellules à cytoplasme vacuolaire contenant des granulations graisseuses, cellules qui seraient soit des phagocytes venus du sang, soit des cellules de la granulosa transformées. A un stade plus avancé, les cellules qui occupent

ainsi la place de l'ovule se modifient, de même que celles de la *granulosa*, pour donner naissance à un « noyau conjonctif ».

M. LOYEZ (1905) donne une description comparable à celle de HENNEGUY : prolifération des cellules de la *granulosa*, migration de ces cellules à l'intérieur du follicule où elles s'hypertrophient, transformation enfin du follicule en un « noyau » de tissu conjonctif.

DUBUISSON (1905) fait également état d'une prolifération des cellules folliculeuses dont certaines pénètrent l'ooplasmе. Il introduit cependant un élément nouveau, à savoir la migration de certaines de ces cellules hors des thèques dans les vaisseaux sanguins.

Le même auteur donne l'année suivante (DUBUISSON 1906) une description plus détaillée du processus d'atrésie et fait état à nouveau de l'irruption hors des follicules de matériaux contenus initialement dans l'ovule.

Pour PEARL et BORING (1918) il n'existerait pas de différence marquée entre l'évolution du follicule atrétique et celle du follicule rompu après ovulation. En effet au cours de l'atrésie le follicule serait envahi par les cellules claires de la thèque interne qui acquièreraient les caractères des cellules que les auteurs désignent comme « luteal cells ».

FELL (1925) distingue des modes d'atrésie différents suivant la taille des follicules. Dans les petits ovocytes le cytoplasme se liquéfie progressivement, la *granulosa* s'amincit et elle est envahie par du tissu conjonctif avant de disparaître.

Dans les gros follicules on assiste d'abord à un épaissement de la *granulosa* et de la thèque. Puis la *granulosa*, détachée par endroits de la thèque, dégénère; on y voit apparaître des îlots de nécrose tandis que ses cellules, comme celles de la thèque interne s'infiltrent de graisse. Les gros vaisseaux sont dilatés, les plus petits involuent. Dans le même temps existerait une lyse importante des érythrocytes d'où naîtrait un pigment contenant de l'hémosidéline. La cavité du follicule est envahie par des cellules provenant de la thèque interne et de la *granulosa*, cellules rapidement chargées d'enclaves adipeuses. Au terme de l'évolution on observe au centre du follicule une masse de « tissu adipeux », entourée par une enveloppe conjonctive qui subit une dégénérescence hyaline, et pénétrée par des fibres conjonctives.

ROWAN (1930) décrit une forme d'atrésie qui n'avait jamais été signalée auparavant. Il s'agit d'une atrésie par éclatement de la paroi folliculaire qu'il observe chez le Junco (*Juncohyemalis*) : après rupture de la granulosa et des thèques, le vitellus se déverse dans le stroma. Il sera peu à peu remplacé, partout où il se trouve, par une masse de cellules que l'auteur désigne comme « luteal cells ». Ces cellules s'emplissent de vacuoles graisseuses, l'îlot qu'elles forment est entouré par une gaine de tissu conjonctif qui se perd à l'extérieur dans le stroma voisin. Il ne reste, au terme de l'involution, aucun signe morphologique de la rupture initiale.

DAVIS (1942) a distingué comme l'avait fait FELL (1925) deux formes d'atrésie suivant la taille des follicules.

Les petits follicules subissent une atrésie comparable à celle que l'on observe chez les Mammifères. On observe en premier lieu une vacuolisation périphérique du vitellus tandis que les cellules de la granulosa s'arrondissent et que leur noyau devient pycnotique. Le vitellus sera envahi par des phagocytes, et par quelques cellules détachées de la granulosa. La thèque interne s'enrichit en fibres collagènes, la thèque externe est abondamment vascularisée. Au stade terminal, le follicule n'est plus représenté que par un amas de cellules dont la plupart sont des phagocytes, les autres étant des cellules issues de la granulosa. En périphérie il subsiste fréquemment des îlots de conjonctif dense, vestiges des thèques.

Au niveau des gros œufs qui doivent éliminer une grande quantité de vitellus on observe un type unique d'atrésie : atrésie par éclatement avec extrusion du vitellus dans le stroma ovarien. L'auteur en donne une description détaillée ; mais en fait, on retrouve les caractères morphologiques que nous avons déjà rencontrés : décollement de la granulosa, hypertrophie et vacuolisation de ses cellules dont certaines pénètrent dans la cavité folliculaire, invasion de l'ooplasmе par des cellules phagocytaires, édification d'une gaine conjonctive en périphérie, au niveau des thèques ou du stroma lorsqu'il a été envahi par le vitellus.

ROTHCHILD et FRAPS (1945) décrivent macroscopiquement l'atrésie folliculaire chez la Poule.

BRETSCHNEIDER et WIT (1947) reprennent cette étude par des méthodes histologiques et reconnaissent trois phases au processus

d'atrésie : une phase préliminaire avec lyse de l'œuf et dégénérescence de la granulosa, une phase d'organisation avec hypertrophie de la thèque et formation de cellules thécales dites lutéiniques, une phase régressive enfin. Pour ces auteurs les cellules thécales « lutéiniques » élaboreraient une hormone agissant sur les annexes. Selon les différents caractères morphologiques des follicules atrétiques les auteurs distinguent trois formes d'atrésie (simplex, mixtus et ruptus) dont nous ne rapporterons pas le détail. L'élément essentiel qui se dégage du mémoire de BRETSCHNEIDER et WIT est que l'atrésie entraînerait la formation d'une glande thécale dont la fonction serait de maintenir la structure des annexes de la gonade au cours des périodes de repos sexuel et de les rendre réceptives à l'afflux hormonal qui accompagne la reprise de l'activité sexuelle. A l'appui de cette hypothèse les auteurs soulignent l'abondance des follicules atrétiques au moment de la puberté, époque au cours de laquelle on observe également un développement des annexes. A côté de ces formations où les cellules glandulaires proviendraient de la transformation des cellules thécales, BRETSCHNEIDER et WIT décrivent sous le nom de « corps jaune préovulatoire » une autre formation où ce sont les cellules de la granulosa qui donneraient naissance à des cellules « lutéiniques ». L'évolution de ces follicules se ferait selon diverses modalités morphologiques décrites minutieusement par les auteurs. Le fait essentiel est que pour eux, ce corps jaune préovulatoire, issu de la granulosa, aurait une signification particulière, comparable à celle du « corps jaune préovulatoire » décrit chez certains Poissons et qui élaborerait une « oviductine » responsable de la croissance de l'ovipositeur.

4) Les cellules interstitielles.

« Les thèques des follicules ovariens, et le stroma de l'ovaire des oiseaux, contiennent des cellules bien visibles, disséminées ou groupées en petits îlots, cellules à cytoplasme très clair montrant un contraste frappant avec le tissu environnant, dans les préparations où les graisses ne sont pas préservées ». Ainsi sont décrites par BRAMBELL (1956) des cellules claires qui pourraient correspondre aux cellules interstitielles de l'ovaire des Mammifères.

Leurs caractères cytologiques, dans l'ovaire de la Poule, ont été bien décrits par FELL (1924). Le noyau, plutôt petit pour la

taille de la cellule, est habituellement sphérique ou légèrement cranté, et dense. Le cytoplasme est rempli de vacuoles lipidiques et contient des chondriosomes en bâtonnets et en grains, un petit appareil de Golgi qui consiste généralement en 3 granules, entourant l'archoplasme juxta-nucléaire. FELL n'a pas mis en évidence de mitoses dans ces cellules.

BORING et PEARL (1917) avaient décrit dans l'ovaire de la Poule des cellules interstitielles homologues de celles des Mammifères. Ces cellules contiennent en particulier de nombreux grains acidophiles dans leur cytoplasme. Les auteurs (PEARL et BORING 1918) s'attachent à distinguer les cellules qui apparaissent dans les follicules atrophiques ou les follicules rompus — « luteal cells » — des « véritables cellules interstitielles » disposées en général dans la région périphérique du stroma ovarien.

GOODALE (1919) décrit des « cellules interstitielles » granuleuses mais il retrouve des cellules semblables dans d'autres organes et admet qu'il s'agit de lymphocytes. Cependant, le stroma de l'ovaire de la Poule contient d'autres cellules à cytoplasme peu colorable qui correspondent aux « luteal cells » de PEARL et BORING et qui selon l'auteur constitueraient le véritable tissu interstitiel.

BENOIT (1926) distingue des cellules interstitielles appartenant à deux types morphologiques différents. Les unes (cellules L) correspondent aux « luteal cells » décrites par PEARL et BORING, les autres (cellules C) d'aspect épithélioïde, riches en chondriome, sont présentes dans le stroma et la thèque des moyens et gros follicules.

PFEIFFER et KIRSCHBAUM (1943) puis TABER (1951) estiment que les grandes cellules claires seraient en fait des cellules au repos. Après stimulation, ces cellules s'emplissent de granulations basophiles et élaboreraient une hormone androgène.

NISHIZUKA (1954) reconnaît à l'ovaire de la Poule une glande interstitielle semblable à celle des Mammifères. Les cellules qui la constituent proviendraient de la prolifération des cellules de la thèque lors de l'atrésie des petits follicules, prolifération qui aboutirait à leur comblement. L'ensemble de ces follicules transformés constituerait la glande interstitielle, qui, pour l'auteur élaborerait une hormone œstrogénique ou son précurseur.

Il ressort de ce rapide examen de la littérature que l'accord est loin d'être réalisé sur la nature de la glande interstitielle. Elle

serait formée pour les uns par les cellules thécales, pour les autres par les cellules qui apparaissent dans les follicules atrétiques ou même post-ovulatoires.

En ce qui concerne l'origine des cellules interstitielles les opinions sont également partagées. Elles proviendraient d'éléments épithéliaux dérivés des cordons médullaires (NONIDÉZ (1922), FELL (1924), BENOIT (1926), ou bien d'éléments mesenchymateux (FIRKET 1914).

Nous ne saurions mieux faire au terme de cet aperçu des travaux antérieurs qu'emprunter cette conclusion à BRAMBELL (1956) :

« Il est donc fort probable, à la vue de ces recherches, que les îlots cellulaires clairs de l'ovaire des oiseaux, proviennent, au moins chez l'embryon des éléments épithéliaux. Ceci soulève le problème de leur homologie avec les cellules interstitielles de l'ovaire des Mammifères, cellules dont l'origine semble conjonctive ».

« Il apparaît donc prématuré de considérer comme définitivement établie l'homologie des îlots cellulaires des oiseaux et des cellules interstitielles des mammifères ; et il semble préférable de s'en tenir pour ces éléments au terme purement descriptif d'îlots cellulaires clairs plutôt que de leur appliquer le terme de cellules interstitielles ».

RECHERCHES PERSONNELLES

Nous décrirons successivement les divers constituants de l'ovaire : stroma, follicules évolutifs, follicules post-ovulatoires, et enfin follicules atrétiques. Cependant, comme la structure de l'ovaire est modifiée au cours des différentes époques du cycle génital, nous serons amenée à envisager les caractères de l'ovaire de ponte, ceux de l'ovaire de la Poule au repos sexuel, et ceux de l'ovaire de la Poule couveuse.

OVAIRE DE LA POULE EN PERIODE DE PONTE

Nous avons rappelé brièvement l'aspect macroscopique de l'ovaire au cours de la ponte avec ses deux régions corticale et médullaire dont les structures comme nous allons le voir, sont différentes.

L'ovaire est entouré par l'épithélium ovarique formé de cellules le plus souvent cubiques, parfois aplaties, dont le cytoplasme est très chromophile. Nous avons observé très rarement dans cet épithélium quelques cellules à cytoplasme clair. En dedans de cet épithélium, nous distinguerons : le stroma, les follicules évolutifs, les follicules post-ovulatoires et les follicules atrétiques.

1) Le stroma.

— Entre les follicules de la zone corticale, et dans la zone médullaire, s'étend le stroma de l'ovaire, tissu conjonctif sillonné de vaisseaux et de fibres musculaires lisses. Le tissu conjonctif du stroma est en règle générale relativement dense, mais sa texture est variable selon les régions considérées. Il est formé de fibres et

de cellules banales. On peut y mettre en évidence quelques fibres élastiques et d'assez nombreuses fibres musculaires lisses groupées le plus souvent en faisceaux. Bien que dans l'ovaire de la Poule pondeuse le grand développement de la région corticale rende assez difficile la distinction entre zones corticale et médullaire, le tissu conjonctif du stroma ovarien apparaît nettement plus dense dans la première que dans la seconde. Riche en cellules, formé de fibres serrées dans la région corticale, il est plus lâche, creusé d'abondantes fentes lymphatiques et parcouru par de nombreux vaisseaux dans la région médullaire. Par ailleurs on observe la présence fréquente d'amas lymphoïdes.

— En plus de ces éléments banals, le stroma contient des cellules particulières dont l'intérêt réside dans le fait qu'elles participent peut-être à la formation de la glande interstitielle. Ces cellules appartiennent à trois catégories bien distinctes.

— Les unes sont de grandes cellules claires, à cytoplasme vacuolaire qui ont le même aspect que certaines cellules que nous décrirons au niveau de la thèque interne des follicules. Ces cellules sont groupées en îlots de quelques éléments, îlots qui semblent isolés dans le stroma de la région corticale. Cependant l'examen de coupes sériées montre que souvent certains d'entre eux appartiennent en fait à des théques de follicules voisins coupés tangentiellement, ou bien à des follicules atrétiques arrivés au terme de leur évolution. En d'autres termes, s'il existe réellement des îlots de cellules claires indépendantes des follicules, ils apparaissent peu nombreux.

— D'autres cellules sont plus petites, arrondies, à cytoplasme empli de grains et à noyau condensé. Elles sont situées pour la plupart à la périphérie de la zone corticale de l'ovaire (fig. 1), mais on peut en rencontrer également dans la thèque des follicules évolutifs, des follicules en cours d'atrésie, ou dans la paroi des follicules post-ovulatoires. Les grains de ces cellules possèdent une affinité marquée pour les colorants dits acides : fuchsine acide, phloxine, orange G... etc.

— Les autres cellules que l'on rencontre dans le stroma, mêlées aux cellules granuleuses que nous venons de décrire sont le plus souvent groupées en amas denses. Leur caractère essentiel est la présence dans leur cytoplasme d'un pigment brun réparti sous forme de petites mottes. Nous avons pu constater par la réaction de Perls qu'il s'agit d'un pigment contenant du fer non masqué (fig. 2).

A ce stade purement descriptif de notre exposé nous nous bornerons à des données morphologiques nous réservant de discuter plus loin la signification possible de chacun de ces éléments.

Il nous faut signaler enfin que le stroma ovarien est très riche en mastocytes qui sont ou bien dispersés ou bien mêlés aux cellules granuleuses et aux cellules pigmentaires précédemment décrites.

2) Le follicule évolutif.

Le parenchyme ovarien renferme de nombreux follicules aux stades successifs de leur évolution. Nous ne nous attarderons pas à la description des follicules primordiaux constitués par l'ovocyte et sa couronne de cellules folliculeuses. Les images que nous avons observées chez la Poule sont banales. Par contre nous nous attacherons à l'étude du follicule plus évolué auquel nous distinguerons plusieurs enveloppes qui entourent un ovocyte dont le cytoplasme s'enrichit progressivement en vitellus. Si nous retrouvons immédiatement autour de cet ovocyte un épithélium folliculaire reposant sur une basale, épithélium qui apparaît banal, la thèque interne que nous aurons à décrire contient des cellules bien individualisées, vraisemblablement glandulaires qui par leur situation, leur aspect, et leurs modifications au cours du cycle, évoquent les cellules de l'« interstitielle » de l'ovaire des Mammifères. Nous décrirons tout d'abord le follicule de 1 à 2 millimètres de diamètre, qui représente un follicule moyen et où les différentes enveloppes sont particulièrement bien dessinées. Nous envisagerons ensuite quels sont les caractères différents qu'acquièrent les follicules plus jeunes, et les follicules plus volumineux, proches de leur maturation.

a) *Follicule moyen* (diamètre 1 à 2 millimètres). Ce follicule présente à considérer en allant de dedans en dehors : l'ovocyte, l'épithélium folliculaire, la membrane basale et les théques interne et externe (fig. 3).

— L'ovocyte est séparé de l'épithélium folliculaire par la membrane vitelline bien marquée et continue. Il est hors de notre propos de nous attacher à sa description.

— L'épithélium folliculaire apparaît régulier, monostratifié. Il répond en dedans à la membrane vitelline et repose en dehors sur une membrane basale. Les cellules qui le constituent n'ont

pas toutes le même aspect. On est frappé dès le premier examen par le fait que l'on reconnaît tout d'abord deux sortes de noyaux dans cet épithélium : les uns sont arrondis, situés au niveau du pôle basal des cellules folliculaires, les autres, les plus nombreux, sont ovalaires et situés près du pôle apical; leur grand axe est parallèle à la circonférence de l'ovocyte. D'une manière générale ces noyaux sont relativement clairs, parfois cependant certains d'entre eux sont condensés.

L'aspect du cytoplasme des cellules folliculaires permet de les distinguer en trois catégories. Les plus nombreuses sont prismatiques, leur cytoplasme homogène a une nette affinité pour les colorants dits acides et contient quelques inclusions soudanophiles (fig. 4). D'autres cellules sont plus volumineuses, claires, chromophobes. Enfin, on peut distinguer une troisième catégorie de cellules, allongées, à cytoplasme très condensé.

— La membrane basale sur laquelle repose l'épithélium folliculaire est bien dessinée, épaisse. Elle possède les affinités tinctoriales classiques des basales et apparaît P.A.S. positive.

— Les thèques : En dehors de la basale, le follicule comporte une enveloppe conjonctive à laquelle on peut reconnaître deux régions dont la texture est différente, ce sont les thèques : thèque interne et thèque externe.

Thèque interne : La thèque interne apparaît elle-même constituée par deux régions distinctes. Sa partie interne est formée de fibres conjonctives serrées dont l'ensemble est relativement dense. Le tissu conjonctif de sa partie externe est beaucoup plus lâche et bien vascularisé. Dans les mailles de ce conjonctif sont disposés des îlots de 3 à 8 cellules assez volumineuses qui tranchent sur les préparations par leur aspect clair. Ces cellules possèdent un noyau arrondi, central, dont la chromatine est peu dense. Leur cytoplasme apparaît vacuolaire, il est chromophobe mais sur les coupes à la congélation, nous avons pu constater que ses enclaves sont intensément soudanophiles (fig. 4).

Thèque externe : La thèque externe forme un anneau conjonctif dense. Assez bien délimitée de la thèque interne elle se confond progressivement à sa partie externe avec le stroma ovarien environnant.

b) *Le petit follicule* (dont le diamètre est inférieur à 1 mm) est formé de l'ovocyte entouré par un épithélium folliculaire dont

les cellules prismatiques sont très hautes. Leur noyau est clair, tandis que leur cytoplasme granuleux, faiblement coloré par les méthodes usuelles, apparaît riche en inclusions soudanophiles.

Les thèques du petit follicule sont moins bien dessinées que celles du follicule moyen. Si l'on peut identifier assez aisément une thèque interne il est difficile de reconnaître une thèque externe. Immédiatement en dehors de l'épithélium folliculaire, on observe au sein d'un tissu conjonctif lâche, des îlots nettement arrondis de cellules claires, semblables à celles que nous avons précédemment décrites. Cependant la thèque interne n'est pas bien délimitée et de tels îlots de cellules claires apparaissent souvent très éloignés de l'épithélium folliculaire (fig. 5). Il semble que ce n'est que secondairement qu'ils viennent s'incorporer au follicule, lorsque se différenciera la thèque externe, qui au stade considéré, n'existe pas. Parfois on observe au niveau de ces petits follicules, entourant une cellule vacuolaire claire, des cellules granuleuses semblables à celles dont nous avons signalé la présence dans le stroma.

En somme, le petit follicule comprend les mêmes éléments essentiels que le follicule moyen : ovocyte, épithélium folliculaire, îlots de cellules soudanophiles, mais ses limites sont mal dessinées, et en particulier, il ne possède pas l'enveloppe conjonctive périphérique que constitue la thèque externe.

c) *Le gros follicule* proche de sa maturité présente lui aussi quelques caractères morphologiques qui lui sont propres.

— L'ovocyte possède un ooplasme vacuolaire, les plaquettes vitellines étant situées à l'intérieur des vacuoles. La membrane vitelline qui l'entoure a un aspect strié.

— L'épithélium folliculaire est formé de cellules cubiques ou prismatiques dont les noyaux arrondis sont disposés à différentes hauteurs. Leur cytoplasme homogène est bien coloré par la fuchsine acide ou l'orange G et ne contient pratiquement plus d'inclusions soudanophiles (fig. 6). Par endroits on peut observer parmi ces éléments chromophiles quelques cellules à cytoplasme chromophobe.

— La membrane basale ne présente pas de caractères particuliers.

— La thèque interne apparaît moins épaisse. Sa couche interne contient d'assez nombreux capillaires disposés le long de la

basale de l'épithélium folliculaire. Dans sa couche externe, au sein d'un tissu conjonctif plus dense qu'au niveau des petits et moyens follicules, on observe des cellules à cytoplasme clair après coloration par les méthodes banales. Ces cellules sont toujours groupées en îlots allongés maintenant parallèlement à la surface du follicule, de telle sorte que ce dernier apparaît entouré par un anneau discontinu de cellules thécales claires. La coloration par le soudan IV permet de bien mettre en évidence cet « anneau » comme le montre la figure 6. Outre ces éléments, nous avons identifié des cellules assez volumineuses dont le cytoplasme contient des grains fuchsinophiles.

— La thèque externe épaisse, d'aspect fibreux, se différencie aisément du stroma ovarien qui entoure le follicule.

3) Le follicule post-ovulatoire.

La destinée de la plupart des follicules arrivés à maturation est de se rompre afin de libérer l'ovocyte qu'ils contiennent. Les éléments du follicule rompu qui restent dans l'ovaire sont soumis à des modifications que nous allons décrire. Le problème qui d'emblée se présente à propos de l'ovaire de la Poule est de savoir s'il apparaît un « corps jaune » ou au moins une formation particulière avec des caractères morphologiques propres. En d'autres termes nous devons rechercher si les éléments du follicule rompu sont purement et simplement résorbés ou bien s'ils donnent naissance à des structures spécifiques. Dans le but d'écarter de notre propos tout préjugé, ou toute homologie qui non seulement serait hâtive mais encore incorrecte du point de vue histophysiologique, nous décrirons la formation particulière qui se différencie à partir des éléments du follicule rompu sous le nom de follicule post-ovulatoire.

Il est classique de dire que le follicule post-ovulatoire régresse rapidement au cours des premiers jours qui suivent la ponte ovulaire. Ceci se comprend aisément en terme de volume puisque ce follicule a perdu sa masse centrale qui est importante. Un peu plus tard la régression se poursuit ; elle est certes beaucoup plus lente. Mais en ce qui concerne sa structure, nous assisterons, parallèlement à la régression globale, à des modifications importantes sur le plan histologique.

L'évolution du follicule post-ovulatoire est certes continue, mais cependant il est possible de lui reconnaître six stades successifs.

PREMIER STADE

Peu de temps après la ponte ovulaire, l'œuf étant retrouvé au niveau du magnum, donc de 1 à 3 heures après l'ovulation, le follicule rompu possède une forme allongée en entonnoir ; sa hauteur est de 2 cm, son ouverture de 1,5 cm ; ses parois sont plissées et entourent une cavité largement ouverte (fig. 7). Les parois sont d'une teinte rose foncée ; elles sont bien vascularisées et présentent un repli central longitudinal.

Dès ce stade on observe des modifications de structure des parois :

— La cavité centrale bien dessinée contient des hématies et quelques cellules qui se sont détachées de la granulosa.

— La granulosa apparaît épaissie. Ses cellules sont disposées sur plusieurs couches — nous avons pu en compter dix. Relativement volumineuses, elles ont une forme arrondie, parfois en raquette ; leur noyau est clair et possède un nucléole bien visible ; leur cytoplasme est bien coloré et homogène ; il possède des inclusions soudanophiles et des enclaves colorables en bleu par la méthode de LORRAIN-SMITH. Nous avons pu observer au niveau de cette granulosa quelques images de mitose, mais elles sont peu fréquentes. L'augmentation d'épaisseur de la granulosa s'expliquerait alors par la rétraction de l'épithélium folliculaire secondaire à la déhiscence de l'ovocyte, et par l'augmentation de volume de ses cellules elles-mêmes.

— La membrane basale qui limite en dehors la granulosa est très épaissie. On peut la mettre en évidence aisément par les méthodes trichromiques banales et par la méthode de Mc MANUS HOTCHKISS. Son contour est très irrégulier. Elle s'insinue en effet entre les cellules de la granulosa, où elle découpe des « pseudo-lobules » (fig. 9) et va fréquemment jusqu'à affleurer la lumière centrale. En règle générale elle entraîne dans ses replis des capillaires qui peuvent atteindre la lumière.

— Des exsudats hémorragiques apparaissent par endroits entre la membrane basale et la thèque interne qu'ils séparent l'une de l'autre, en refoulant la basale vers la cavité centrale du follicule.

La thèque interne régulière, mince, est formée d'un tissu conjonctif cellulaire. Ses cellules contiennent de nombreuses

inclusions soudanophiles et des enclaves colorables en bleu par la méthode de LORRAIN-SMITH. L'examen en lumière polarisée y montre des cristaux biréfringents qui n'existent encore, à ce stade, qu'en petite quantité.

La thèque externe, épaissie, a un aspect fibreux. Elle est traversée par des vaisseaux nombreux et volumineux qui atteignent la basale et assurent à l'ensemble du follicule une importante vascularisation sanguine.

DEUXIÈME STADE

Vingt-quatre heures après l'ovulation, lorsque nous retrouvons l'œuf au niveau de la partie terminale de l'oviducte, le follicule post-ovulatoire encore largement ouvert, a toujours la même forme. Sa taille a diminué : 1,5 cm de hauteur, 1,5 cm de largeur. Le repli longitudinal central, dont nous avons mentionné l'existence au niveau des parois du follicule au premier stade, est maintenant encore plus accentué. Les bords de la cavité sont un peu plus rapprochés qu'au premier stade ; la lumière commence à se combler au niveau des angles, et son contour irrégulier présente, à la coupe, la forme d'un T ou d'un M.

La cavité centrale contient toujours des érythrocytes et des cellules qui se sont détachées de la granulosa.

La granulosa est toujours épaisse, mais son épaisseur varie de 4 à 10 couches cellulaires suivant les endroits, l'épaisseur étant toujours plus importante au niveau des angles. Les cellules présentent le même aspect, mais il est possible d'y noter quoiqu'assez rarement, la présence de petites vacuoles qui se situent à tous les niveaux. Les limites cellulaires sont assez précises. Ces cellules contiennent des enclaves soudanophiles (fig. 10), de nombreux cristaux biréfringents, et des enclaves colorables en bleu et en rouge par la méthode de Lorrain-Smith. Le test de SCHULTZ pratiqué selon la variante de EVERETT, nous a donné un résultat positif.

— La membrane basale très nette, a les mêmes caractéristiques qu'au stade précédent.

— On peut noter à ce stade un fait nouveau — déjà observé par HETT chez le Choucas — qui est l'existence, en dehors de la membrane basale, d'une « couche intermédiaire » produite par arrachement partiel de cette basale, et formée de cellules d'aspect histiocytaire.

La thèque interne présente à nouveau à considérer deux régions :

— l'une interne, celluleuse, dont les cellules petites et bien colorées, contiennent des enclaves soudanophiles (fig. 10), de nombreux cristaux biréfringents, et des enclaves colorables en rouge par la méthode de Lorrain-Smith.

— l'autre externe, qui contient comme dans le follicule évolutif, des îlots de cellules claires. Ces cellules thécales sont cependant plus petites qu'auparavant, et sont encore peu nombreuses à ce stade.

En réalité, l'utilisation de différentes techniques de coloration permet de mettre en évidence au niveau de la thèque interne plusieurs catégories de cellules dont les caractères sont bien différents. Nous venons de signaler la présence de cellules thécales à enclaves soudanophiles, que nous avons déjà rencontrées au niveau du follicule évolutif. Après coloration par le P.A.S. orange, nous avons pu identifier dans la région interne de la thèque interne trois catégories de cellules : les unes sont de petite taille, elles possèdent un cytoplasme contenant des grains bruns ; le cytoplasme des secondes, petites également, est riche en grains rouge brique ; les cellules de la troisième catégorie, les moins nombreuses, sont beaucoup plus volumineuses que les précédentes ; leur cytoplasme dense contient fréquemment de grosses inclusions P.A.S. positives mais qui acquièrent parfois une teinte rouge brique au P.A.S. orange ; leur noyau est clair et nucléolé ; ces cellules sont situées immédiatement en dehors de la membrane basale et apparaissent le plus souvent extérieures à la granulosa. Pourtant certaines images que nous avons observées, suggèrent qu'elles puissent franchir la basale pour s'incorporer au massif cellulaire de la granulosa.

— La thèque externe a un aspect fibreux, et elle se confond avec le stroma ovarien. La vascularisation de l'ensemble du follicule est toujours aussi importante qu'au cours du stade précédent.

TROISIÈME STADE

Quarante-huit heures après la ponte ovulaire, le follicule est toujours ouvert ; sa hauteur et sa largeur atteignent environ 1 cm.

— A ce stade la cavité centrale est réduite ; par endroits, surtout au niveau des angles, les deux bords se sont rejoints et la cavité disparaît alors.

— Les cellules de la granulosa, en dehors des angles, ne forment qu'une mince bande de 2 à 3 couches cellulaires. La vacuolisation de ces cellules est plus nette qu'au stade précédent. Elle semble plus intense dans les régions proches du pédicule du follicule. Ces cellules contiennent toujours des enclaves soudanophiles, de très nombreux cristaux biréfringents (fig. 11), (c'est à ce stade que leur nombre nous semble le plus important), et des enclaves colorables en rouge par la méthode de Lorrain-Smith.

— La membrane basale a pratiquement disparu ; il n'en reste que quelques fragments. En conséquence, les cellules de la « couche intermédiaire » entourent directement la masse centrale des cellules de la granulosa qu'elles refoulent vers la cavité du follicule.

— La thèque interne présente à sa partie interne une zone de condensation discontinue, traversée par des cellules conjonctives thécales qui viennent se joindre aux cellules de la masse centrale. Les enclaves soudanophiles et les cristaux biréfringents sont très nombreux à ce stade (fig. 11). Dans la zone externe de cette thèque, les cellules claires maintenant bien visibles sont disposées en îlots allongés dont l'ensemble constitue une bande discontinue.

QUATRIÈME STADE

Ce stade s'étend du troisième au septième jour qui suivent la ponte ovulaire. Il est possible à cette époque de distinguer macroscopiquement le follicule post-ovulatoire qui fait encore saillie à la surface de l'ovaire et qui présente une lumière plus ou moins ouverte à l'extérieur au niveau de la zone de déhiscence de l'ovule.

— On observe alors sur les coupes un refoulement progressif des cellules de la granulosa vers la cavité centrale, et une augmentation du nombre des cellules à cytoplasme clair (fig. 8). La vacuolisation des cellules de la granulosa est plus intense qu'auparavant, et à partir du cinquième jour il est difficile de reconnaître les cellules « initiales » de cette granulosa.

— Il existe encore le troisième jour quelques débris de la membrane basale, qui disparaissent ensuite.

— La thèque interne possède toujours par endroits une zone interne condensée; en second lieu, certaines de ses cellules et des cellules de la thèque externe rejoignent les cellules de la masse centrale avec lesquelles elles se confondent. Aussi est-il souvent difficile de reconnaître une limite entre thèque interne et masse centrale. A ce stade, les enclaves soudanophiles de la « masse centrale » et de la thèque interne sont plus volumineuses qu'auparavant et il devient de plus en plus difficile de les différencier. En effet de nombreuses enclaves soudanophiles réunissent ces deux zones l'une à l'autre. Les cristaux biréfringents persistent dans les zones centrale et thécale mais leur nombre diminue considérablement d'un jour à l'autre. La méthode de Lorrain-Smith montre la présence d'enclaves colorées en rouge au niveau des cellules des deux zones. La vascularisation du follicule est toujours importante.

CINQUIÈME STADE

A partir du septième jour il est plus difficile de repérer macroscopiquement les follicules post-ovulatoires à la surface de l'ovaire. Encore très légèrement ouverts jusqu'au dixième jour, ils ont l'aspect d'un pédicule allongé, gris rosé, dont la hauteur et la largeur sont de 0,8 et 0,7 cm. Le follicule présente maintenant à considérer deux parties : l'une centrale où les cellules issues de la granulosa ou de la thèque ne peuvent être différenciées, l'autre périphérique (fig. 13).

— La cavité centrale est réduite ; elle contient de nombreux érythrocytes et des débris cellulaires.

— Le massif central est formé de cellules volumineuses, à cytoplasme vacuolaire, auxquelles se mêlent des cellules de type histiocytaire provenant du conjonctif environnant. Il est sillonné par de nombreuses travées conjonctivo-vasculaires qui contiennent par endroits des cellules granuleuses. Ces travées assurent une importante vascularisation de cette région du follicule.

Les inclusions soudanophiles de la partie centrale sont nombreuses et volumineuses (fig. 12) ; elles sont colorées en rouge par la méthode de Lorrain-Smith.

— La partie périphérique est formée d'une gaine conjonctive irrégulière présentant par endroits des épaissements qui contiennent des vaisseaux. Les cellules granuleuses sont relativement nombreuses au niveau de cette gaine conjonctive.

SIXIÈME STADE

Nous reconnaissons à ce stade la même distinction en régions centrale et périphérique du follicule post-ovulatoire.

— La région centrale est toujours formée de cellules vacuolaires volumineuses ; on peut y observer par ailleurs d'assez nombreuses cellules contenant un pigment ocre et quelques rares cellules géantes multinucléées. Les travées conjonctivo-vasculaires qui traversent cette partie du follicule sont encore importantes.

— La région périphérique présente maintenant des caractères particuliers. Si elle est toujours constituée dans son ensemble par une enveloppe conjonctive dense, on y voit apparaître par endroits des îlots hyalins formés d'une substance qui possède les caractères histochimiques des mucopolysaccharides acides : coloration par le P.A.S., l'aldéhyde fuchsine même sans oxydation préalable (fig. 14) et le bleu alcian à pH 0,2 après oxydation permanganique. Ces îlots apparaissent fréquemment au niveau des artérioles périphériques dont la media perd peu à peu sa structure (fig. 15) et acquiert les propriétés que nous venons d'énumérer ; ils apparaissent également autour des vaisseaux des travées conjonctivo-vasculaires de la zone centrale.

Ce sixième stade est donc caractérisé par l'apparition de quelques cellules géantes et de pigment au niveau des cellules de la masse centrale, et par un remaniement important du tissu conjonctif.

Nous n'assisterons plus maintenant qu'à la progression de ces modifications morphologiques. Le matériel hyalin s'étend peu à peu aussi bien dans la région périphérique du follicule qu'au niveau des vaisseaux de la région centrale. Cette dernière contient toujours des cellules à cytoplasme vacuolaire, des cellules pigmentées et des cellules granuleuses acidophiles.

Les figures 16 et 17 montrent quelques étapes de cette évolution. On constate que finalement l'anneau hyalin considérable-

ment épaissi enserre la masse cellulaire centrale du follicule qui contient elle-même des îlots périartériels de substance hyaline.

Au terme de l'évolution de ce follicule le massif central disparaît et on ne reconnaît plus sur l'emplacement du follicule que l'anneau hyalin, formant un véritable « corpus albicans ».

Nous avons observé, dans quelques cas, au niveau du follicule post-ovulatoire en fin d'évolution, la formation d'un tissu conjonctif jeune à très fines fibres. La figure 18 est destinée à illustrer ce processus. On observe quelques îlots de cellules claires et, dans leur voisinage immédiat, un faisceau important de fibres noyées dans une substance fondamentale abondante. Cette apparition de conjonctif jeune dans le follicule post-ovulatoire n'est pas constante ; par contre nous rencontrerons un processus semblable au niveau des follicules atrétiques.

Les cellules de la masse centrale du follicule sont envahies par un pigment brun dense qui apparaît coloré en bleu après réaction de Perls. Cette invasion débute à la périphérie de la masse centrale. Là encore, il s'agit d'un processus qui, s'il est constant, ne se manifeste pas toujours avec la même intensité.

Il nous paraît intéressant enfin de souligner au cours des derniers stades de l'évolution du follicule post-ovulatoire la présence fréquente de cellules géantes dont le cytoplasme en règle chromophile s'enrichit parfois en pigment brun (fig. 20).

De cette description il ressort qu'aux dépens du follicule rompu se différencie une formation qui a réellement des caractères propres mais dont l'involution est rapide. D'une manière très schématique, il existe une analogie entre ces processus morphologiques et ceux que l'on observe au niveau du follicule rompu des Mammifères. En effet nous observons une hyperplasie de la granulosa et une transformation de ses cellules, une persistance, brève il est vrai, de la thèque interne avec ses cellules spécifiques et enfin une involution telle que l'organe tout entier est remplacé par du tissu conjonctif. Nous reprendrons plus loin les différents éléments de cette discussion qui sera plus aisée lorsque nous aurons décrit les formations qui naissent des follicules atrétiques et les modifications de structure des divers constituants de l'ovaire au cours du cycle génital.

4) L'atrésie folliculaire.

Certains des follicules que contient l'ovaire en période de ponte évoluent vers l'atrésie. Celle-ci intéresse en effet les follicules de toutes tailles mais selon des modalités différentes. Alors que les petits follicules subissent une atrésie comparable à celle que l'on observe chez les Mammifères, les follicules moyens et gros sont le siège de remaniements différents, généralement plus complexes. Nous nous proposons d'envisager successivement les caractères morphologiques de l'atrésie au niveau des petits follicules, puis au niveau des follicules de plus grande taille.

a) *Atrésie des follicules de petite taille.* Les phénomènes morphologiques de l'atrésie des follicules de petite taille (dont le diamètre est inférieur à 1 mm) peuvent être décrits en envisageant plusieurs stades successifs qui en marquent les principales étapes.

— Il est difficile de reconnaître avec certitude *le premier signe* de l'atrésie au niveau d'un petit follicule. Elle semble cependant marquée par la vacuolisation du vitellus, mais ces images sont étroitement comparables à celles que l'on observe au cours de la vitellogénèse. Il reste que dans les follicules en voie d'atrésie cette vacuolisation s'accroît et devient rapidement importante et le vitellus apparaît bientôt sous forme de petites masses dispersées.

Nous avons observé fréquemment, à ce stade, d'assez nombreuses cellules de la granulosa qui perdent leur aspect habituel, augmentent de volume tandis que leur cytoplasme devient clair. Nous ne pouvons cependant pas affirmer que de telles modifications puissent être considérées comme caractéristiques du début de l'atrésie.

Les thèques interne et externe ne semblent pas modifiées.

— *Le deuxième stade* est caractérisé par des modifications morphologiques de l'ovocyte lui-même d'une part, de ses enveloppes d'autre part.

L'oplasme est fragmenté ; on observe des boules de vitellus éparses dans la cavité folliculaire, qui contient par ailleurs des cellules phagocytaires (fig. 19), tantôt groupées en îlots, tantôt disposées autour des globules vitellins. Ces cellules sont arrondies, relativement volumineuses ; leur noyau est dense, rejeté souvent en périphérie et leur cytoplasme apparaît chromophile.

Il ne nous a pas été possible de reconnaître à ce stade des cellules qui correspondent à celles de la *granulosa*. Malgré de nombreux examens de follicules en début d'atrésie, cette dernière est demeurée introuvable. Peut-être ses cellules se sont-elles détachées et ont-elles donné naissance aux cellules phagocytaires de la cavité centrale. Ce n'est là qu'une hypothèse qui ne repose pas sur des faits morphologiques précis.

La thèque interne, au contraire, possède toujours son individualité. Formée de tissu conjonctif plus dense, elle contient des îlots de cellules claires semblables à ceux que nous avons décrits au niveau du follicule évolutif.

La thèque externe, d'aspect fibreux, est richement vascularisée.

— Au cours du *troisième stade* de l'évolution de ce follicule atrétique les cellules phagocytaires riches en enclaves soudanophiles, disposées régulièrement sur plusieurs assises, tendent à envahir et à combler la cavité folliculaire (fig. 22). Elles apparaissent séparées des thèques par une lame conjonctive irrégulière qui possède par endroits les caractères de la membrane basale que nous avons rencontrée en dehors de l'épithélium folliculaire du follicule évolutif.

Les deux thèques n'offrent pas à considérer de caractères morphologiques nouveaux. A partir de ce stade le follicule atrétique peut évoluer de deux manières différentes.

Dans certains cas on assiste à une invasion du follicule par du tissu conjonctif banal tandis que son volume diminue progressivement. Il s'agit donc d'une évolution simple. Peu avant le terme de cette évolution le follicule présente à considérer une masse centrale de cellules de type phagocytaire, entourée par une gaine conjonctive thécale. La thèque interne est encore riche en cellules claires, la thèque externe se confond peu à peu avec le stroma ovarien environnant. L'ensemble du follicule sera finalement constitué par quelques cellules claires, perdues dans le stroma ovarien.

Dans d'autres cas, l'involution du follicule atrétique est semblable à celle du follicule post-ovulatoire. En effet il apparaît autour du follicule un manchon de substance hyaline qui l'enserme peu à peu. Ce follicule présente alors à considérer une cavité centrale contenant de nombreuses cellules à cytoplasme clair dont certaines se chargent de pigment, et quelques fibres con-

jonctives. Cette cavité est bordée par plusieurs assises de cellules vacuolaires. Entre ces dernières et la thèque interne se différencient des îlots de substance hyaline comparables à ceux que nous avons décrits lors de l'involution du follicule post-ovulatoire. La thèque interne est peu modifiée avec sa région conjonctive dense et ses îlots de cellules claires tandis que la thèque externe se confond peu à peu avec le conjonctif du stroma. Au cours des dernières étapes de ce mode d'évolution l'anneau hyalin s'épaissit et finit par envahir tout le follicule atrétique dont le volume va, bien entendu, en diminuant.

b) *Atrésie des follicules moyens* (dont le diamètre varie de 1 à 5 millimètres). Les follicules moyens subissent généralement une atrésie avec éclatement. Au cours de ce mode d'atrésie, la granulosa et les théques se rompent et le vitellus ainsi libéré fait irruption dans le stroma ovarien, le plus souvent en direction de sa région médullaire. Nous nous proposons de décrire dès maintenant ce mode d'atrésie, mais il nous faut remarquer qu'il est relativement rare dans l'ovaire de la poule pondeuse alors qu'on l'observe au contraire fréquemment chez la poule au repos sexuel ou en période de couvaion.

Nous décrirons ici aussi plusieurs stades successifs à l'atrésie.

— Le *premier signe* qui différencie les follicules atrétiques avec rupture des autres follicules atrétiques est l'hypertrophie et le plissement de leur granulosa. Les cellules de la granulosa en effet se multiplient activement ainsi qu'en témoignent les nombreuses mitoses que nous y avons observées (fig. 21).

D'autre part, nous venons de le dire, on assiste à un plissement de cette granulosa hyperplasiée. Ceci est dû au fait qu'un exsudat apparaît par endroits entre basale et granulosa, exsudat souvent hémorragique dont la présence a pour effet de refouler vers la cavité folliculaire (fig. 23) la granulosa qui dessine alors de nombreux replis et refoule à son tour le vitellus. Les plis de la granulosa sont parfois très complexes et peuvent délimiter à l'intérieur de la cavité folliculaire des cavités qui semblent isolées. Ces cavités apparaissent donc limitées par des cellules de la granulosa bordées éventuellement par la membrane basale (fig. 28).

Mais alors qu'elle s'hyperplasie et qu'elle se plisse, la granulosa présente des signes morphologiques de dégénérescence. Des groupes de cellules à noyau pycnotique se détachent par endroits

de la granulosa et tombent dans la cavité folliculaire ou bien dans les cavités secondaires dues aux replis de la granulosa. Fréquemment on observe également des îlots de cellules à noyau condensé au niveau de la région profonde de la granulosa.

Les thèques interne et externe ont une structure comparable à celle que l'on peut observer au niveau du follicule évolutif, cependant leur vascularisation y apparaît plus riche.

Au niveau de ces follicules subissant l'atrésie par rupture, il existe une brèche dans la paroi folliculaire, brèche qui intéresse la granulosa et les thèques. Le vitellus qui s'échappe par cette brèche n'est donc délimité que par le conjonctif du stroma.

— *Le deuxième stade* débute ici avec l'apparition de cellules phagocytaires dans la cavité folliculaire. Ces cellules phagocytaires envahissent aussi bien la cavité folliculaire primitive que les cavités qui résultent du décollement de la granulosa. Au fur et à mesure que l'évolution se poursuit, le follicule diminue de volume. Sa cavité est encombrée de cellules à noyau pycnotique issues de la granulosa, de cellules phagocytaires, de globules vitellins et d'hématies. A sa périphérie persistent les thèques dont le tissu conjonctif se densifie peu à peu; cependant les îlots de cellules claires thécales sont toujours présents.

Autour de la masse vitelline qui a fait irruption dans le stroma le conjonctif de ce dernier s'organise en une coque dense tandis qu'apparaissent des cellules phagocytaires.

A partir de ce moment le processus atrétique va suivre une évolution comparable à celle que nous avons décrite pour les petits follicules.

Les caractères particuliers de ce mode d'atrésie dit par rupture sont donc en premier lieu la rupture elle-même des enveloppes du follicule qui permet l'issue du vitellus dans le stroma ovarien, en second lieu les remaniements importants de la granulosa, et l'apparition éventuelle de foyers hémorragiques.

c) *Atrésie des grands follicules.* Les gros follicules, subissent une atrésie avec rupture. Au début de ce processus on observe une vacuolisation importante de toutes les enveloppes du follicule, qui est due à une dégénérescence rapide de certaines de leurs cellules. La granulosa est hyperplasiée, elle contient de nombreuses cellules vacuolaires et des cellules géantes; la basale est très épaissie; la thèque interne, enfin, creusée de nombreuses lacunes, est occupée

par de nombreuses cellules granuleuses et par de nombreuses cellules claires. Il semble que l'on assiste à une évolution d'emblée très rapide, mais dont les caractères essentiels sont les mêmes que ceux que nous avons rencontrés précédemment au niveau des autres follicules.

En somme, l'examen morphologique des follicules en voie d'atrésie montre que la région centrale des follicules est rapidement envahie par des cellules phagocytaires tandis que progresse peu à peu à leur périphérie un tissu conjonctif qui prendra la place du follicule. Il nous paraît intéressant de noter dès maintenant la persistance des cellules thécales claires jusqu'au terme de l'évolution des follicules atrétiques.

OVAIRE DE LA POULE EN PÉRIODE DE REPOS SEXUEL

Au moment du repos sexuel, l'ovaire de la Poule est très involué ; son poids varie de 2 à 4 grammes. Nous avons recherché en quoi la structure de cet ovaire diffère de celle de l'ovaire de ponte.

On peut aisément distinguer dans l'ovaire au repos, les régions corticale et médullaire. Le stroma conjonctif de la région médullaire est plus lâche que chez la poule pondeuse. Il a en effet un aspect œdématisé et il est creusé de très nombreuses lacunes lymphatiques (fig. 24).

La région corticale est occupée par de nombreux follicules de tailles variables ; elle ne possède évidemment pas de follicules volumineux proches de leur maturation. Leur structure est la même que celle que nous avons décrite pour l'ovaire de ponte. Cependant l'épithélium folliculaire apparaît plus riche en cellules claires. D'autre part, les cellules thécales claires sont abondantes. Elles apparaissent parfois groupées en îlots qui dépriment la paroi des vaisseaux. Situées fréquemment à quelque distance des follicules, elles peuvent être groupées en véritables cordons interfolliculaires qui semblent isolés dans le stroma (fig. 25).

La région corticale de l'ovaire au repos contient également les cellules granuleuses acidophiles que nous avons déjà décrites, cellules dont l'abondance, la taille et les caractères morphologiques ne présentent aucune modification par rapport à l'ovaire de ponte.

Dans les ovaires des poules dont la ponte était arrêtée depuis longtemps, il est évident que nous n'avons pas rencontré de follicules post-ovulatoires récents. Par contre nous avons observé de tels follicules à un stade avancé de leur involution, formés d'îlots de cellules vacuolaires, noyés dans une masse abondante de tissu conjonctif jeune. Les cellules géantes dont nous avons fait état précédemment sont plus fréquentes qu'en période de ponte. Par ailleurs le pigment brun dont se chargent les cellules du follicule post-ovulatoire est en règle générale très abondant.

C'est au cours de cette période de repos sexuel que nous avons rencontré les images les plus nombreuses et les plus nettes de l'atrésie avec rupture.

Nous avons observé enfin au niveau de quelques follicules atrétiques des images particulières et à vrai dire énigmatiques. Ces follicules sont à un stade avancé de leur involution ; les cellules phagocytaires ont entièrement envahi la cavité folliculaire. Au sein du massif central qu'elles forment se dessinent des fentes minces, allongées, fréquemment bordées par des cellules pluri-nucléées. Nous avons retrouvé fréquemment de semblables images, qui semblent cependant être plus nombreuses, dans l'ovaire de la poule en période de couvaion. Nous y reviendrons en étudiant ce dernier.

L'ovaire au cours de la période de repos sexuel présente donc relativement peu de particularités en ce qui concerne sa structure. Les régions corticale et médullaire sont nettement délimitées, le processus d'atrésie par rupture est plus fréquent que dans l'ovaire en période de ponte; les cellules thécales claires semblent très nombreuses.

OVAIRE DE LA POULE EN PÉRIODE DE COUVAISON

Pendant la couvaion la Poule reste immobile sur son nid ; elle est calme. Dès les premiers jours de la couvaion l'ovaire involue et cette involution qui est importante persistera jusqu'à la fin de cette période.

Nous nous sommes attachée à rechercher si au cours de la couvaion l'ovaire ne possède pas de formation particulière dont la présence pourrait être liée au nouvel équilibre endocrinien qui caractérise cette période du cycle génital. Il ne paraît pas que tel soit le cas ainsi que le suggèrent les observations que nous allons rapporter maintenant.

Nous envisagerons les différents constituants de l'ovaire dans l'ordre où nous les avons déjà étudiés.

1. *Le stroma ovarien* présente deux caractères principaux : d'une part, il acquiert peu à peu à partir du 6° ou 8° jour de la couvaison un aspect lacunaire et au 12° jour il est en tout point semblable au stroma ovarien de la Poule en période de repos sexuel : conjonctif lâche creusé par de nombreuses lacunes lymphatiques.

D'autre part, les cellules granuleuses sont extrêmement nombreuses dès le troisième jour de la couvaison. On les retrouve surtout dans la région corticale de l'ovaire où elles sont souvent en rapport étroit avec les follicules atrétiques. En effet, elles apparaissent soit groupées dans leur paroi, soit mêlées aux travées conjonctivo-vasculaires qui les pénètrent.

Elles forment parfois autour des follicules évolutifs de véritables couronnes. A partir du 23° jour après le début de la couvaison le nombre de ces cellules redevient comparable à celui de la période de ponte.

Les cellules pigmentaires sont, elles aussi, nombreuses au cours de la couvaison, dispersées dans le stroma et particulièrement abondantes dans les follicules post-ovulatoires et atrétiques.

2. *Les follicules.* La vitellogenèse et l'évolution des follicules se poursuivent au cours de la couvaison. Cependant, alors qu'aux premiers jours de cette période les follicules sont nombreux, proches les uns des autres et de toutes tailles, il semble qu'à partir du 6° jour ils s'espacent, le stroma qui les sépare devenant plus abondant. Les follicules moyens sont moins nombreux qu'en période de ponte.

Au 23° jour, c'est-à-dire à un moment où la couvaison est achevée, l'ovaire a repris l'aspect de la période de ponte : les follicules sont à nouveau serrés les uns contre les autres, le conjonctif qui les sépare étant moins abondant. Au 24° jour nous avons observé de nombreux follicules de taille moyenne.

Il semble donc qu'au cours de la période de couvaison on assiste à un ralentissement de l'accroissement des follicules, accroissement qui reprend peut-être avec un rythme accéléré à partir du 21° jour.

L'épithélium folliculaire n'a pas de caractères particuliers pendant la couvaison.

Nous avons observé, surtout en fin de couvaison, des follicules contenant plusieurs ovocytes, nous en avons dénombré jusqu'à 7.

La thèque interne contient les cellules claires dont nous avons déjà longuement fait mention. Ces cellules ont le même aspect et sont aussi nombreuses que pendant la période de ponte. Cependant 6 semaines après le début de la couvaison elles sont très nombreuses et les îlots qu'elles forment sont souvent répartis en deux assises concentriques autour du follicule. Il est possible, et nous y reviendrons plus loin, que cette augmentation du nombre des cellules thécales soit liée à l'imminence de la reprise de la ponte.

La thèque externe apparaît banale.

3. *Les follicules post-ovulatoires.* L'ovaire de couvaison contient des follicules post-ovulatoires pratiquement identiques à ceux de la période de ponte. A partir du 10^e jour de la couvaison le dépôt de pigment dans les cellules de la zone centrale est important et en fin de couvaison nous avons pu observer certains follicules post-ovulatoires entièrement envahis par ce pigment.

La hyalinisation des parois artérielles est intense.

Au 23^e jour de la couvaison des cellules géantes plurinucléées apparaissent dans les follicules post-ovulatoires ; et 6 semaines après le début de la couvaison elles sont très nombreuses. A cette même époque la plupart des follicules post-ovulatoires sont noyés dans d'abondantes masses de tissu conjonctif qui donnent à certaines régions de l'ovaire un aspect particulier.

4. *Les follicules atrétiques.* Les follicules atrétiques sont très nombreux pendant la couvaison. Les images d'atrésie par rupture sont fréquentes. Nous retrouvons alors les follicules à granulosa hypertrophiée et plissée, la rupture de leurs parois, l'invasion du stroma par du vitellus puis par des cellules phagocytaires. Peut-être ces dernières images sont-elles plus fréquentes au cours de la première moitié de la couvaison. La présence d'importants massifs de cellules phagocytaires dans le stroma lui donne un aspect particulier que nous n'avons pas observé chez la Poule pondeuse.

En plus des formes d'atrésie habituellement rencontrées également chez la Poule pondeuse, nous en avons observé une autre que nous pouvons désigner sous le nom de lyse rapide. Elle est caractérisée par le fait que les cellules de la granulosa s'hypertrophient, deviennent chromophobes et dégénèrent tandis que le vitellus semble se liquéfier. Ce processus de lyse rapide existe dès le 5^e jour de la couvaison, persiste pendant toute sa durée et semble même particulièrement accusé vers le 20^e jour.

C'est également au cours de la couvaison que nous avons observé le plus fréquemment les images de « fentes » que nous avons déjà mentionnées dans l'ovaire en période de repos. Elles apparaissent en grand nombre à partir du 18^e jour et nous les avons observées constamment dans les jours suivants. Ces fentes, minces, allongées, sont creusées le plus souvent au sein du massif central des cellules phagocytaires et ne possèdent pas de parois propres pendant toute la durée de la couvaison (fig. 26). Au 45^e jour après le début de la couvaison elles sont entourées par des cellules géantes allongées (fig. 27). Parfois ces fentes existent d'emblée dans la paroi de follicules atrétiques au début de leur évolution.

Nous avons cherché à analyser le contenu de ces formations très particulières et nous n'avons obtenu que des résultats négatifs. En effet, nous n'avons pu le colorer avec aucune des méthodes histochimiques que nous avons utilisées et en particulier le Soudan IV. Avec ce dernier, si nous avons mis en évidence des inclusions soudanophiles dans le cytoplasme des cellules plurinucléées, le contenu même des fentes est demeuré incolore. De même l'examen en lumière polarisée montre la présence de cristaux biréfringents en dehors des fentes, au niveau de leur paroi. Nous reviendrons plus loin sur la signification éventuelle de ces formations.

Cette étude de la structure de l'ovaire en période de couvaison s'est avérée dans l'ensemble assez décevante dans la mesure où nous espérions y reconnaître une ou des formations spécifiques comme nous l'avons dit. Cependant on peut souligner quelques caractères particuliers. L'aspect du stroma qui rappelle celui de l'ovaire au repos, le grand développement des cellules granuleuses acidophiles, l'importance des processus d'atrésie et de l'invasion de certaines régions du stroma par des cellules phagocytaires entre le 5^e et le 13^e jour de la couvaison.

DISCUSSION

Nous venons de décrire au niveau de l'ovaire de la Poule différentes formations que nous nous proposons maintenant de commenter. L'un des problèmes qui se rattache à son étude est, comme nous l'avons déjà souligné, celui de l'existence d'éventuels corps jaunes.

Certains auteurs pensent que le follicule rompu donne naissance à une formation comparable au corps jaune des Mammifères. (GIACOMINI, 1896 - STIEVE, 1918 - HETT, 1923 - NOVAK et DUSCHAK, 1923 - DAVIS, 1942 - ROTHCHILD et FRAPS, 1944 - BRETSCHEIDER et WIT, 1947). De leur côté PEARL et BORING (1918) admettent l'existence de semblables formations qui se différencieraient les unes à partir du follicule rompu, les autres aux dépens des follicules atrétiques. Par contre, d'autres auteurs estiment que l'ovaire des oiseaux ne contient jamais d'éléments qui rappellent le corps lutéal des Mammifères : FELL, 1925 - CUNNINGHAM et SMART, 1934 - et plus récemment : NISHIZUKA, 1954 et LAYNE, COMMON, MAW et FRAPS, 1957. Pourtant ces derniers auteurs ont identifié de la Progestérone dans des extraits de follicules rompus.

En ce qui nous concerne, nous avons observé une transformation du follicule rompu. Les cellules de la granulosa, hypertrophiées, envahissent la cavité folliculaire. Ces cellules possèdent un noyau volumineux, clair, pourvu d'un nucléole très apparent, ce qui suggère qu'elles possèdent une activité élaboratrice. Elles sont riches en lipides soudanophiles, caractère au demeurant sans signification précise quant à leur éventuelle activité. Cependant ces mêmes cellules contiennent également, dans les premiers jours de la vie du follicule post-ovulatoire, des lipides colorables en bleu par le bleu de Nil, et des lipides biréfringents. Les premiers, interprétés classiquement comme des lipides « acides », régressent rapidement ; dès le troisième jour après l'ovulation, la coloration rouge obtenue par la méthode de Lorrain-Smith,

indique que ce sont des lipides neutres qui persistent alors. Les lipides biréfringents, eux, diminuent rapidement après le cinquième jour.

Nous avons enfin souligné l'abondante vascularisation de la granulosa transformée par des capillaires qui accompagnent les nombreux replis de la membrane basale.

Ces caractères rappellent ceux des cellules lutéales décrites au niveau du follicule rompu chez *Vipera Aspis* par GABE et SAINT-GIRONS (1962). Ils nous paraissent indiquer que les cellules issues de la granulosa dans le follicule post-ovulatoire de la Poule, possèdent une activité sécrétrice dans les jours qui suivent l'ovulation. La diminution précoce et rapide des « lipides acides » et surtout des lipides biréfringents, montre que cette activité est de courte durée.

La formation développée aux dépens du follicule est éphémère. Nous avons dit comment la cavité folliculaire se comble, comment régressent les follicules post-ovulatoires. Si les caractères cytologiques des cellules issues de la granulosa sont, au cours des premiers stades, ceux de cellules glandulaires, il n'en est plus de même en fin d'évolution. En effet, ces cellules possèdent un noyau qui se condense tandis que leur cytoplasme devient nettement vacuolaire. Il est donc alors difficile de leur attribuer avec certitude une fonction sécrétrice.

Cette réserve étant faite, nous pensons que les caractères morphologiques et histochimiques du follicule post-ovulatoire que nous venons de rappeler, évoquent l'existence d'une formation endocrine transitoire. Son activité se manifesterait pendant deux à trois jours.

Nous avons observé une participation prépondérante de la granulosa à l'édification de cette formation, contrairement à PEARL et BORING (1918) qui décrivent un « corps lutéal » d'origine thécale, la granulosa selon eux dégénéralant rapidement. Cependant certaines images que nous avons décrites suggèrent que quelques cellules conjonctives thécales se mêlent aux cellules de la granulosa et se modifient elles aussi. Ces observations sont en accord avec celles de BRETSCHNEIDER et WIT (1947). Les autres auteurs que nous avons cités n'évoquent généralement pas cette modification possible des cellules thécales.

En somme nous pensons que le follicule post-ovulatoire acquiert, pendant un certain temps au moins, une structure qui

permet d'évoquer le corps jaune des Mammifères. Il est vraisemblable que ses cellules, issues pour la plupart de la *granulosa*, ont une activité sécrétoire.

Les arguments morphologiques que nous avons avancés peuvent être rapprochés des résultats expérimentaux de ROTHCHILD et FRAPS (1944) pour qui le follicule rompu influencerait le transit tubaire.

Il nous paraît intéressant d'autre part de rappeler les observations de ATLAND (1951) qui décrit chez la Tortue la formation d'un « corps jaune » dont la sécrétion agirait également sur les annexes. Cette observation a été en partie confirmée par HERLANT et GRIGNON (1961) qui décrivent parallèlement à l'édification de ce « corps jaune » des modifications des cellules de la glande pituitaire.

Une deuxième question relative à l'ovaire des oiseaux est celle de l'existence d'une glande interstitielle. Certains auteurs pensent que les cellules claires que nous avons décrites dans la thèque interne des follicules représentent les équivalents des cellules interstitielles de l'ovaire des Mammifères (GOODALE, 1919 - FELL, 1924 - BENOIT, 1926 - BRAMBELL, 1956). Cependant cette opinion n'est pas unanimement admise : pour PEARL et BORING (1918) les cellules thécales claires envahissent la cavité folliculaire pour édifier ce qu'ils appellent le tissu lutéal. Selon eux, les véritables cellules interstitielles sont celles que nous avons désignées comme cellules granuleuses. NISHIZUKA (1954) admet que c'est l'ensemble des follicules atrétiques comblés par la prolifération des cellules de la thèque qui constitue la glande interstitielle.

Nous avons décrit à notre tour des cellules claires, riches en enclaves soudanophiles groupées le plus souvent en îlots dans la thèque interne des follicules, beaucoup plus rarement dispersées dans le stroma. Ces cellules sont toujours situées dans les régions abondamment vascularisées, parfois même elles dépriment la paroi des capillaires. L'ensemble de ces cellules a bien l'aspect d'une glande diffuse dans l'ovaire, qui pourrait être comparée à l'interstitielle de certains Mammifères. Pourtant, alors que chez ces derniers la thèque interne persiste autour du corps jaune avec ses caractères sécrétoires, chez la Poule, les cellules claires thécales disparaissent rapidement autour des follicules post-ovulatoires. La

« glande diffuse » dont nous pourrions admettre l'existence est donc constituée par les cellules claires thécales des follicules évolutifs et des follicules atrétiques.

Nous avons recherché si l'aspect de ces cellules varie au cours des différentes étapes du cycle génital. La seule modification que nous avons observée est une augmentation de leur nombre et de leur taille soit dans des ovaires de Poule en repos sexuel depuis 2 mois, soit dans des ovaires de Poules sacrifiées six semaines après le début de la couvaison. Peut-être cette abondance des cellules thécales claires est-elle à rapprocher de l'imminence de la reprise de la ponte. Il ne nous est cependant pas possible, dans l'état actuel de nos recherches, de proposer une interprétation de leur rôle qui soit fondée sur des faits précis.

S'il reste que l'aspect de ces cellules et leur distribution évoquent leur rôle glandulaire possible, nous admettons cependant volontiers les réserves exprimées par BRAMBELL (1956) qui préfère conserver pour les désigner le terme purement descriptif de « cellules claires ». En effet, avant de pouvoir parler de glande interstitielle avec la signification qui s'attache maintenant à ce terme, il faudrait être assuré que les cellules qui la forment possèdent une fonction œstrogénique, et que leur activité est parallèle aux variations de la folliculinémie.

Pour BORING et PEARL (1917) les véritables « cellules interstitielles » sont non pas les cellules claires, mais les cellules granuleuses que nous avons décrites. La présence de ces éléments nous avait frappée. En effet ils sont remarquables par leur constance et par leur nombre. D'autre part ils sont plus abondants pendant la période de couvaison. Nous avons été tentée de les considérer nous aussi, comme des éléments doués d'une activité élaboratrice liée à l'équilibre hormonal. Cependant les seuls arguments dont nous disposons actuellement en faveur de cette hypothèse, sont leur abondance au cours de la couvaison, et dans un cas, leur hyperplasie importante après injection de L.H. D'autre part ces cellules rappellent par leur morphologie celles que GRIGNON (1950) et H. LEGAIT (1959) ont signalées au niveau du lobe nerveux de l'hypophyse sans en préciser la nature, mais qu'ils considèrent comme d'éventuelles cellules sanguines (1) (2).

(1) G. GRIGNON (1962), communication personnelle.

(2) H. LEGAIT (1962), communication personnelle.

Il nous est impossible actuellement de trancher et nous nous proposons d'entreprendre de nouvelles recherches destinées à préciser la nature de ces cellules.

Les auteurs qui nous ont précédée ont souvent longuement commenté les images d'atrésie qu'ils ont observées. En fait, ce processus nous semble banal en lui-même, mais il acquiert chez la Poule un aspect souvent spectaculaire qui tient surtout au volume du follicule et à l'importance de la masse de vitellus à éliminer.

Pourtant PEARL et BORING (1918), ROWAN (1930), les considèrent comme formant le véritable tissu lutéal. NISHIZUKA (1954) comme nous venons de le rappeler admet que l'ensemble des follicules atrétiques constitue la glande interstitielle. De leur côté, BRETSCHNEIDER et WIT (1947) pensent que les follicules atrétiques forment une glande thécale qui aurait un rôle hormonal. Les autres auteurs que nous avons cités ne voient dans l'atrésie qu'un mode de résorption du matériel folliculaire (VON BRUNN, 1882 - HENNEGUY, 1894 - M. LOYEZ, 1905 - DUBUISSON, 1905 et 1906 - FELL, 1925 - DAVIS, 1942). Nous sommes tentée d'adopter cette façon de voir. En effet, l'aspect des cellules qui envahissent la cavité folliculaire n'est pas celui de cellules glandulaires, mais celui de cellules histiocytaires. L'origine de ces cellules n'apparaît pas toujours nettement. Nous avons dit déjà qu'au niveau des petits follicules, la granulosa disparaît rapidement. Il est possible que ses cellules se soient transformées en phagocytes, ou bien qu'elle ait dégénéré précocement et que les phagocytes soient issus de la région périphérique du follicule. Les images que nous avons observées ne nous permettent pas de conclure. Au niveau des follicules moyens nous avons décrit une hyperplasie active de la granulosa ; certaines de ses cellules dégénèrent, d'autres semblent se transformer en phagocytes. Par ailleurs, au niveau de ces mêmes follicules, des cellules phagocytaires proviennent également de la thèque.

Il nous paraît intéressant de rappeler ici la fréquence de l'atrésie avec rupture lors des périodes où la ponte est ralentie ou arrêtée (en périodes de repos et de couvaision), tout se passant comme si la résorption du matériel folliculaire devait être plus rapide.

Nous avons décrit au sein de certains follicules atrétiques, des fentes, particulièrement fréquentes en fin de couvaïson, et dont la signification demeure incertaine. Si nous avons été tentée de les considérer comme des artefacts, leur fréquence, leur constance ne nous ont pas permis de nous arrêter à cette opinion. Nous avons alors pensé qu'elles contiennent un matériel, peut-être des cristaux, en voie de résorption, comme l'indiquent les cellules géantes qui les entourent. Leur contenu n'est vraisemblablement pas lipidique (absence de coloration par le soudan IV) mais nous n'avons pas pu acquérir d'autre précision sur sa nature. Il reste néanmoins que l'aspect de ces formations évoque celui des réactions à corps étrangers.

Au terme de ces commentaires relatifs à l'atrésie, nous ne pensons pas que, quelles qu'en soient les modalités morphologiques, on puisse reconnaître au follicule atrétique les caractères d'un organe glandulaire et lui attribuer une fonction endocrine.

Nous commenterons enfin brièvement la présence de pigment au niveau des follicules post-ovulatoires et des follicules atrétiques au cours de leur évolution. Ce pigment qui apparaît riche en fer comme l'indique sa coloration intense par la réaction de Perls, provient vraisemblablement de la dégradation de l'hémoglobine libérée au cours de la dégénérescence vasculaire, comme le pense FELL (1925).

DEUXIÈME PARTIE

Modifications de l'ovaire au cours de diverses conditions expérimentales

DONNÉES EXPÉRIMENTALES

Nous avons recherché les modifications éventuelles de la structure de l'ovaire dans certaines conditions expérimentales. Ce sont ces observations que nous nous proposons de rapporter maintenant en envisageant successivement chacun des traitements que nous avons mis en œuvre.

I. Traitement par les gonadostimulines.

1°) *Folliculo-stimuline* (F.S.H.).

RIDDLE, BATES et LAHR (1935), FRAPS et RILEY (1942), observent après injection de sérum de jument gravide, à la dose de 100 à 200 unités Rat pendant une dizaine de jours, un développement remarquable de l'ovaire. La croissance des œufs persiste, mais l'ovulation s'arrête et la ponte cesse au bout de un ou deux jours, sans qu'il y ait induction d'une période de couaison. Pour BATES, LAHR et RIDDLE (1935), le même traitement entraîne une augmentation de 125 % du poids du tissu ovarien (pesé après avoir enlevé les jaunes et les follicules de diamètre supérieur à 7 mm).

NALBANDOV et CARD (1946) étudient l'action de la F.S.H. à des doses totales de 400 à 500 unités Rat administrées en 12 jours. Les résultats qu'ils obtiennent sont semblables aux précédents mais montrent que l'effet de l'hormone varie suivant la capacité de ponte de la Poule au moment de l'expérience. Chez la Poule bonne pondeuse, la F.S.H. exogène provoque la maturation de plusieurs follicules qui sont capables de se rompre sous l'effet de la L.H. Chez la Poule mauvaise pondeuse, un seul follicule s'avère susceptible d'atteindre la maturation; après sa rupture il faut attendre 7 jours avant qu'un nouveau follicule arrive à maturation.

Pour TABER (1947), des injections quotidiennes de F.S.H. chez la Poule entraînent une augmentation du poids de l'ovaire et une hypertrophie de la médullaire.

JUHN et HARRIS (1956), constatent que l'injection de 1 mg de F.S.H. entraîne une diminution du nombre des œufs. A des doses plus élevées ils obtiennent un arrêt de la ponte, suivi d'une période de mue.

H. LEGAIT (1959), fait mention d'une hypertrophie ovarienne constante après injection de 13.400 U. de F.S.H. La ponte cesse dès les premières injections. Les follicules sont nombreux, volumineux mais n'atteignent pas leur maturation complète.

Sur notre matériel, nous n'avons pas observé de modifications de structure de l'ovaire.

2°) *Lutéino-stimuline* (L.H.).

L'action de la L.H. paraît double. Cette hormone provoque d'une part l'émission du premier globule polaire dans les quatre heures qui suivent l'injection, et, d'autre part, la déhiscence du follicule ovarien, dans un délai de 7 à 8 heures (OLSEN, FRAPS et NEHER, 1947). Ce délai de 7 à 8 heures est constant quel que soit le moment de l'injection par rapport au cycle (LACASSAGNE, 1956).

Pour JUHN et HARRIS (1956), la dose de 0,5 mg de L.H. entraîne une diminution du nombre d'œufs. TABER (1947), observe une hyperplasie ovarienne après injection de L.H. à des Poulettes, mais il n'y a ni augmentation de poids, ni stimulation de la croissance folliculaire.

En ce qui nous concerne, nous avons observé au niveau des ovaires des Poules traitées par 5.000 et 6.000 U. de L.H. un grand nombre de follicules de toutes tailles. Nous avons été frappée d'autre part par la fréquence des images d'atrésie avec rupture et irruption de vitellus dans le stroma. Les cellules thécales claires nous ont paru inchangées. Dans un cas nous avons constaté une augmentation considérable du nombre des cellules granuleuses.

II. Traitement par la progestérone.

La progestérone administrée par voie sous-cutanée accélère l'ovulation (FRAPS et DURY, 1943) ou la retarde (LACASSAGNE, 1956), suivant le moment de l'injection par rapport à l'heure présumée de cette ovulation.

GABUTEN et SHAFFNER (1954), montrent que la progestérone peut provoquer la mue, ce que confirment SHAFFNER (1954), ADAMS (1955), HARRIS et SHAFFNER (1957), et HIMENO et TANABE (1957 b). BRARD (1956), obtient avec la progestérone un arrêt du cycle ovarien ; les follicules chargés de vitellus en phase de grand accroissement se résorbent, les plus gros étant intéressés les premiers. Après trois semaines, l'ovaire est réduit à une petite grappe dont les follicules ont au maximum 3 millimètres de diamètre.

Après injection de 30 mg de progestérone administrée soit en 6 injections de 5 mg soit en 12 injections de 2,5 mg, nous avons observé une involution constante de l'ovaire (poids variant entre 1,6 et 5 grammes). Chez 3 Poules ainsi traitées, le stroma ovarien est extrêmement lacunaire, la séparation entre régions corticale et médullaire apparaît nettement. Nous retrouvons donc certains caractères observés chez la Poule en période de repos sexuel. Dans un cas cependant, la poule ayant reçu le même traitement, l'aspect est celui d'un ovaire de pondeuse. Dans tous les cas les follicules sont très nombreux et de toutes tailles, mais les gros follicules sont en début d'atrésie. Nous n'avons pas noté de modifications des cellules thécales claires et des cellules granuleuses. Les follicules atrétiques sont riches en fentes.

Chez 9 Poules qui ont reçu des doses de progestérone variant de 6 à 15 mg, le poids de l'ovaire ne traduit pas d'involution. Sa structure est cependant identique à celle que nous venons de décrire après administration de doses nettement plus élevées.

III. Traitement pas les oestrogènes.

Chez la Poule immature, ZELLER (1958), observe que le stilbœstrol entraîne un accroissement du diamètre des follicules ovariens.

LACASSAGNE (1956), obtient des inhibitions partielles de l'ovulation des premier et deuxième follicules d'une série par le benzoate et le propionate d'œstradiol ainsi que par le stilbœstrol.

H. LEGAIT (1959), constate une hypertrophie de l'ovaire après injection de faibles doses d'hexœstrol et une atrophie après doses élevées.

Nous avons examiné les ovaires de 6 poules. Deux d'entre elles ont reçu 1,5 mg et 5 mg d'hexœstrol en 10 jours, les autres 12,5 mg à 15 g en 5 à 22 jours.

Le stroma ovarien apparaît tantôt lacunaire tantôt relativement dense. Les follicules sont nombreux et de toutes tailles ; les gros follicules présentent souvent des signes d'une atrésie débutante.

Les cellules claires sont très développées chez une Poule qui a reçu 5 mg d'hexœstrol (cyclœstrol) ; elles sont abondantes en particulier à l'emplacement des follicules atrétiques en fin d'évolution. Le développement des cellules thécales chez une poule qui a reçu 12,5 mg d'hexœstrol est tel que ces cellules semblent envahir les espaces interfolliculaires et prennent l'aspect d'une « véritable glande interstitielle ».

Nous n'avons pas relevé d'autres modifications de la structure de l'ovaire.

IV. Traitement par la réserpine.

L'action de la réserpine sur l'ovaire des oiseaux ne semble pas avoir été étudiée.

Nous avons injecté ce produit à des doses totales de 1,5 mg à 5,5 mg en 6 à 26 jours. Nous avons toujours observé après ce traitement une diminution du poids corporel variant de 200 à 600 grammes. L'ovaire, non modifié avec la dose de 1,5 mg, involue avec des doses plus élevées, bien que la ponte puisse persister.

L'examen histologique montre que le stroma ovarien est lacunaire et que sa région médullaire est bien développée. Les follicules ne sont pas très nombreux. En d'autres termes, nous retrouvons certains aspects de l'ovaire en période de repos.

Les autres structures ovariennes n'apparaissent pas modifiées.

V. Traitement par le 2 amino-5 nitrothiazole (ou Enheptine).

ROBLEE et CLAUDININ (1955), observent que l'enheptine provoque un amaigrissement important chez la Poule, et une régression de la gonade. La dose optima qu'il faut administrer est de 0,1 % du poids des aliments.

PINO, ROSENBLATT et HUDSON (1954), confirment ces résultats et montrent que l'involution ovarienne peut être corrigée par l'administration de gonadostimuline. L'enheptine pour eux agirait en inhibant la sécrétion gonadotrope hypophysaire.

HIMENO et TANABE (1957 a) obtiennent un arrêt rapide de la ponte en ajoutant 0,3 % d'enheptine aux aliments.

Nous avons donné du 2 amino-5 nitrothiazole à six poules en mêlant ce produit à leurs aliments à raison de 0,1 % du poids de ceux-ci. Les animaux en expérience ont été sacrifiés après 7 à 17 et 30 jours de traitement.

Toutes les poules traitées ont présenté une perte de poids importante variant de 700 à 840 grammes. L'amaigrissement est faible au cours de la première semaine et augmente ensuite. Il faut remarquer cependant que dans les derniers jours du traitement, la prise alimentaire des Poules était extrêmement réduite.

L'ovaire subit une involution importante et progressive. Il a peu involué après 7 jours de traitement, alors qu'ensuite son poids varie de 1,16 à 3,60 grammes.

Son aspect histologique est celui de l'ovaire d'une poule non pondeuse, dont la médullaire, bien développée, a un aspect lacunaire.

VI. Traitement par l'amphénone.

Les ovaires de poules traitées par l'amphénone subissent une régression pondérale. Leur structure ne présente aucun caractère particulier.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

— Nous avons étudié l'ovaire de la Poule Rhode-Island au cours du cycle génital et dans quelques conditions expérimentales.

— Dans la première partie de notre travail, après avoir analysé les travaux antérieurs, nous avons décrit la structure de l'ovaire de la Poule au cours des périodes de ponte, de couvaison et de repos sexuel.

1. *Chez la poule pondeuse*, nous avons envisagé successivement la structure du stroma et des follicules.

Le *stroma*, constitué par du tissu conjonctif, contient d'abondantes fibres musculaires lisses, de nombreux vaisseaux et lacunes lymphatiques. Ce stroma renferme par ailleurs outre les cellules conjonctives banales, quelques amas lymphoïdes, de nombreux mastocytes, des cellules à cytoplasme riche en granulations acido-philés, des cellules pigmentaires et enfin quelques îlots de grandes cellules claires rarement isolés cependant des follicules.

La région corticale de l'ovaire est occupée par de nombreux follicules à différents stades de leur évolution depuis le follicule primordial jusqu'au follicule de grande taille. Certains follicules évoluent vers la maturation et la ponte ovulaire ; les autres dégènèrent. Nous avons donc été amenée à étudier : les follicules évolutifs, les follicules rompus que nous avons appelés post-ovulatoires et les follicules dégénératifs ou atrétiques.

— *Le follicule évolutif* est constitué au centre par l'ovocyte, entouré de l'épithélium folliculaire, en périphérie par deux théques, l'une interne, l'autre externe. Nous avons analysé les caractères morphologiques de chacun de ces éléments et insisté sur la présence de cellules thécales volumineuses, chromophobes avec les techniques habituelles, mais riches en enclaves soudanophiles.

— Nous avons décrit ensuite la transformation du *follicule rompu* après l'ovulation. Dans un premier temps, la *granulosa* s'épaissit, ses cellules s'hypertrophient. La membrane basale la pénètre profondément, la découpe en pseudo-lobules et entraîne dans ses replis de nombreux capillaires. Au cours des stades suivants les cellules de la *granulosa* comblent la cavité folliculaire et se vacuolisent, la membrane basale disparaît tandis que la *thèque interne* perd ses cellules claires. L'évolution ultérieure se traduit par une régression du follicule qui est finalement envahi par du tissu conjonctif dont nous avons décrit l'origine péri-vasculaire fréquente.

— Le processus d'*atrésie* qui intéresse de nombreux follicules ne se déroule pas toujours suivant les mêmes modalités. Nous avons envisagé successivement les différents aspects morphologiques qu'il peut revêtir.

Nous avons souligné en particulier un mode d'*atrésie*, dit par rupture, au cours duquel le matériel intrafolliculaire fait irruption dans le stroma ovarien. Cependant dans tous les cas, le follicule est envahi par des cellules phagocytaires, puis finalement par du tissu conjonctif.

2. *L'ovaire au repos* est caractérisé, outre sa petite taille, par un stroma médullaire très lacunaire et un ralentissement de la croissance folliculaire.

3. *Au cours de la période de couvaison*, le stroma est également lacunaire et très riche en cellules granuleuses tandis que les images d'*atrésie* sont particulièrement fréquentes. Nous n'avons pas pu observer, dans ce cas, de formation particulière dont la présence serait liée à l'équilibre physiologique de la couvaison.

— Nous avons ensuite commenté nos observations.

Il nous est apparu que les cellules du follicule post-ovulatoire qui naissent pour la plupart de la *granulosa*, acquièrent les caractères morphologiques de cellules glandulaires. Nous avons souligné leur abondante vascularisation. Leurs caractères histochimiques, d'autre part, semblent indiquer qu'elles possèdent une activité sécrétrice dans les jours qui suivent l'ovulation.

En rapprochant ces données morphologiques, des résultats expérimentaux de ROTHCHILD et FRAPS (1944), on peut penser que la formation transitoire qui naît aux dépens du follicule post-

ovulatoire possède vraisemblablement une activité endocrine temporaire, qui pourrait être mise en parallèle avec l'influence vraisemblable du follicule post-ovulatoire sur le transit tubaire.

Par contre, nous pensons que les follicules atrétiques sont de simples formations en cours de résorption.

Nous avons évoqué le problème de la glande interstitielle chez les Oiseaux. L'ensemble des cellules thécales claires paraît constituer une glande diffuse qu'il nous semble cependant prématuré de considérer comme l'homologue de l'interstitielle des Mammifères.

— Enfin, les observations que nous avons faites chez des Poules soumises à certains traitements hormonaux se sont avérées d'interprétation décevante.

PLANCHES

Fig. 1 : Cellules granuleuses situées dans la zone corticale de l'ovaire.
(Bouin Hollande Sublimé, PAS-orange).

Fig. 2 : Cellules du follicule post-ovulatoire contenant du pigment mis en évidence par la réaction de Perls.

Fig. 3 : Coupe d'un follicule de taille moyenne (1 mm de diamètre). On reconnaît la couche unistratifiée des cellules claires et la thèque externe.

Fig. 4 : Follicule de taille moyenne : mise en évidence des lipides au niveau du vitellus et des cellules thécales claires. (Formol neutralisé à 10 %, Soudan IV).

Fig. 5 : Coupe intéressant des follicules de petite taille, et destinée à montrer que les cellules thécales claires sont encore éloignées des follicules.

Fig. 6 : Paroi d'un gros follicule montrant la répartition des lipides au niveau du vitellus et des cellules thécales claires. La granulosa non colorée apparaît comme une zone blanche. (Formol neutralisé à 10 %; Soudan IV).

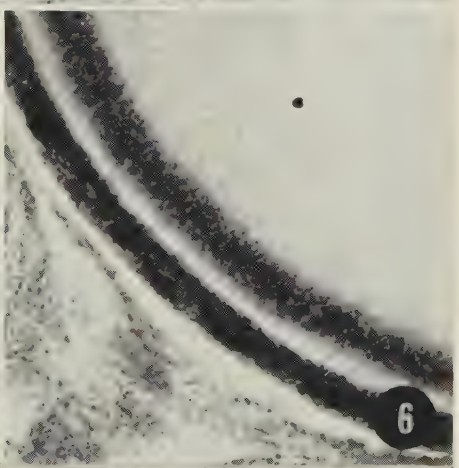
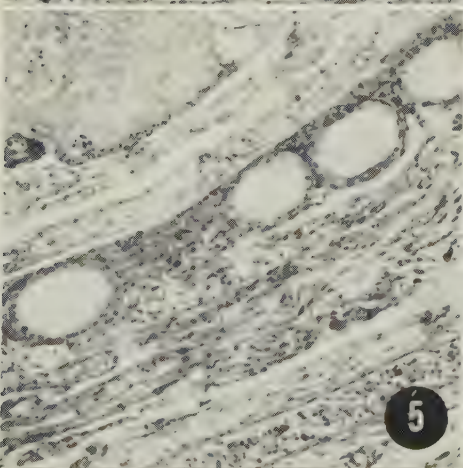
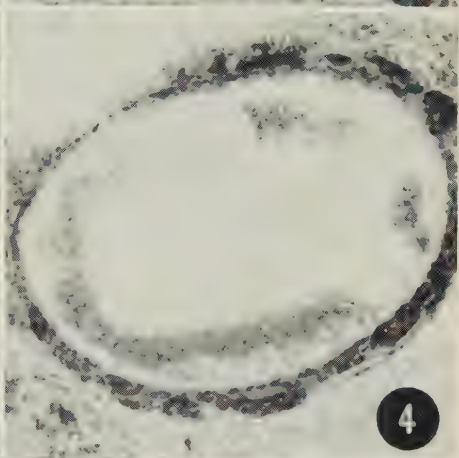
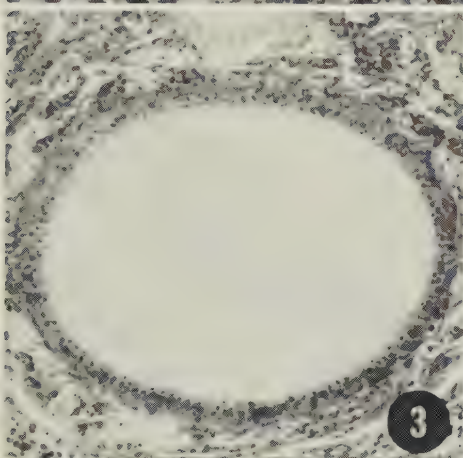
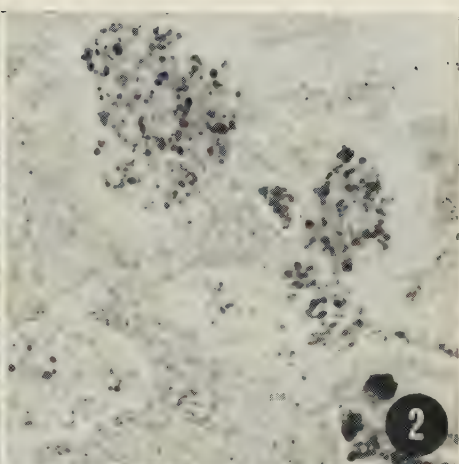


Fig. 7. : Follicule post-ovulatoire au premier stade, 1 à 3 heures après l'ovulation. La cavité centrale, bien dessinée, contient des hématies et des cellules qui se sont détachées de la granulosa. La granulosa est pluristratifiée.

Fig. 8 : Follicule post-ovulatoire au début du quatrième stade : la cavité centrale est occupée par de nombreuses cellules à cytoplasme clair.

Fig. 9 : Follicule post-ovulatoire au premier stade : les cellules de la granulosa sont hypertrophiées. La membrane basale très développée pénètre dans le massif cellulaire de la granulosa et le découpe en « pseudo-lobules ». (Bouin-Hollande, P.A.S.).

Fig. 10 : Coupe de la paroi d'un follicule post-ovulatoire au deuxième stade, destinée à montrer la présence des lipides au niveau des cellules de la granulosa et des cellules thécales. (Formol neutralisé à 10 %, Soudan IV).

Fig. 11 : Follicule post-ovulatoire 48 heures après la ponte ovulaire. Les cellules de la granulosa et de la thèque interne contiennent de très nombreux cristaux biréfringents. (Formol neutralisé à 10 %, examen en lumière polarisée).

Fig. 12 : Follicule post-ovulatoire au cinquième stade. Les cellules de la partie centrale, issues de la granulosa et de la thèque, ne peuvent plus être distinguées les unes des autres, et contiennent de nombreuses et volumineuses inclusions soudanophiles. (Formol neutralisé à 10 % ; Soudan IV).

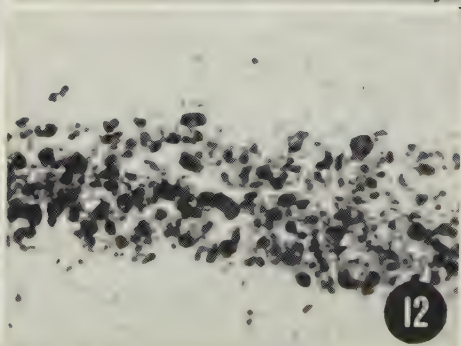
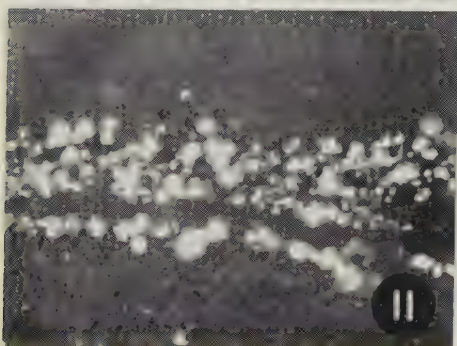
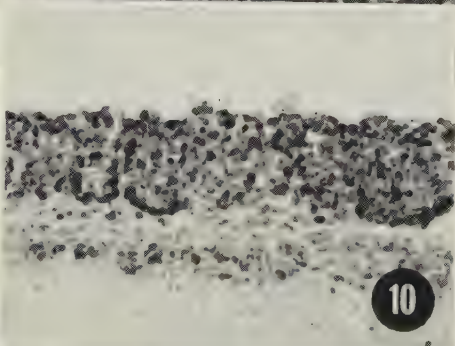
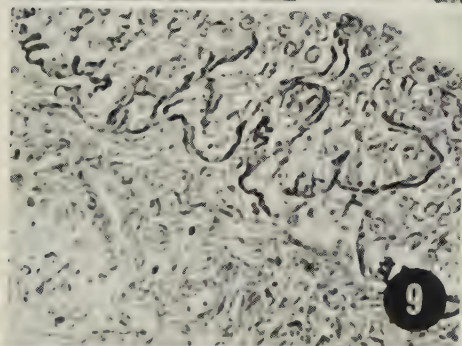
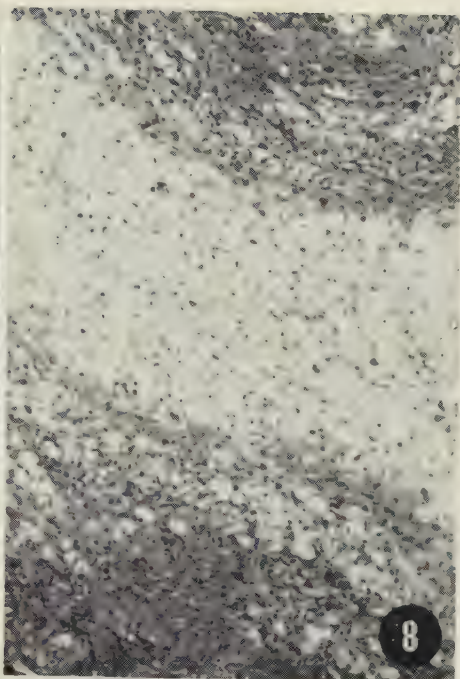
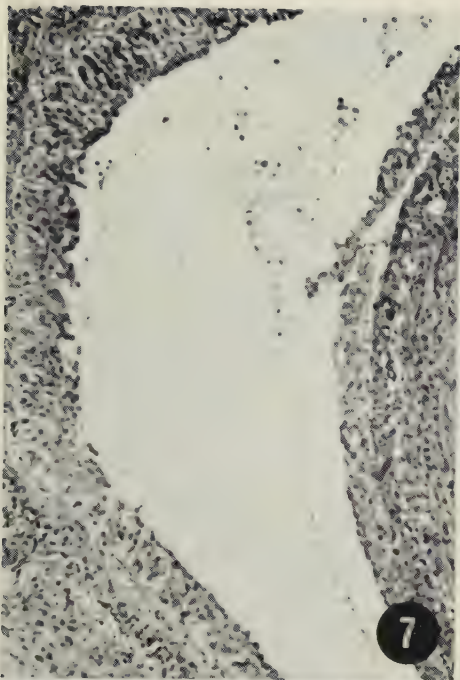


Fig. 13 : Follicule post-ovulatoire faisant encore légèrement saillie à la surface de l'ovaire (stade V) : la cavité, comblée de cellules à petites vacuoles claires est traversée par de nombreuses travées conjonctivo-vasculaires. Noter aussi, au niveau de la base du follicule, la présence de nombreuses cellules granuleuses.

Fig. 14 : Début de formation d'un anneau hyalin autour d'un follicule post-ovulatoire, mis en évidence par l'aldéhyde fuchsine.

Fig. 15 : Photographie montrant, au niveau de la média d'un vaisseau, le dépôt de substance hyaline.

Fig. 16 : Anneau hyalin festonné autour d'un follicule post-ovulatoire.

Fig. 17 : L'anneau hyalin a ici presque entièrement envahi le follicule post-ovulatoire qui a, en même temps, diminué de volume. Il ne reste plus, au centre, que quelques cellules vacuolaires.

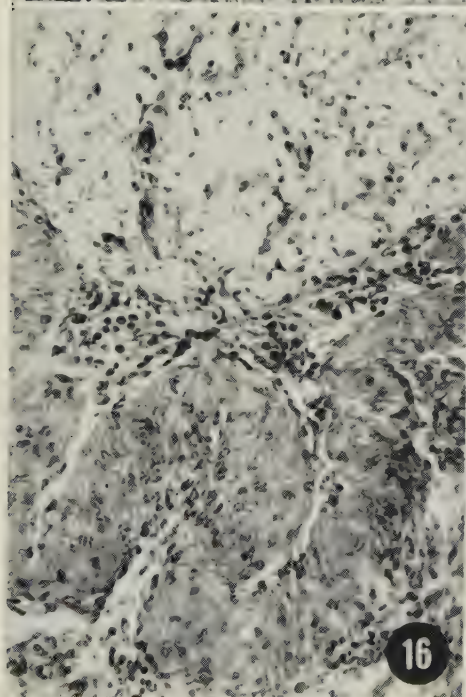
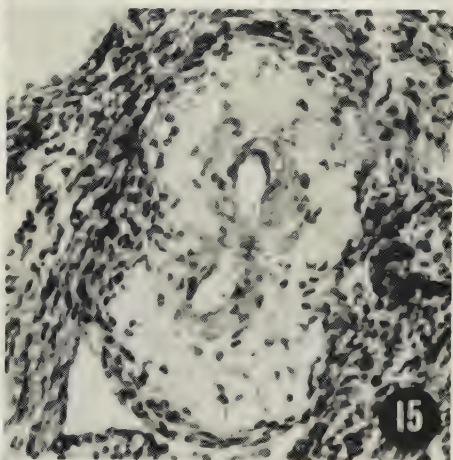
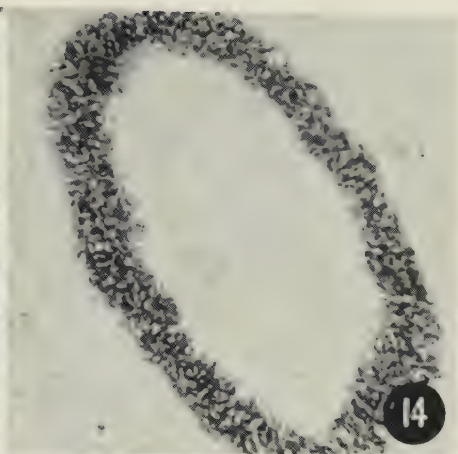
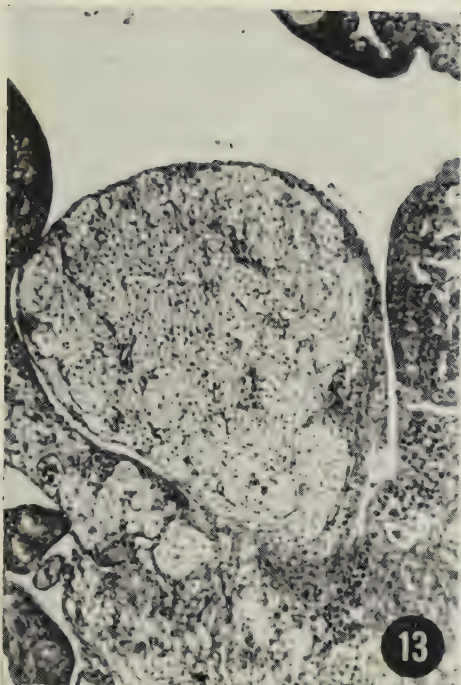


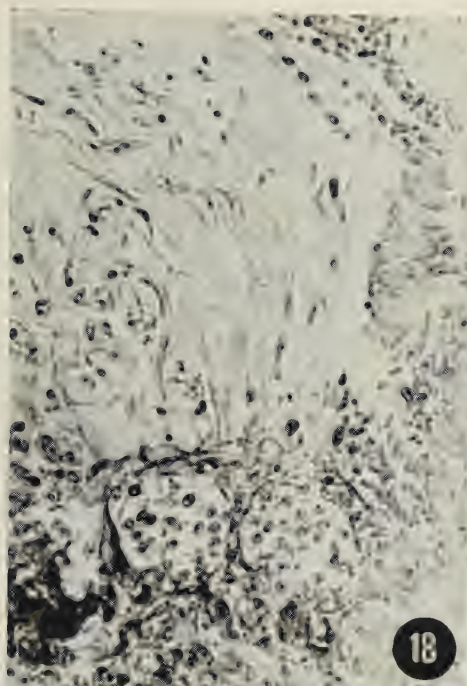
Fig. 18 : Follicule post-ovulatoire en fin d'évolution. Les cellules du follicule sont noyées au sein d'une abondante masse de tissu conjonctif jeune.

Fig. 19 : Follicule atrétique de petite taille : Début d'envahissement de la cavité par les cellules phagocytaires. Le vitellus est fragmenté en boules éparses dans la cavité folliculaire.

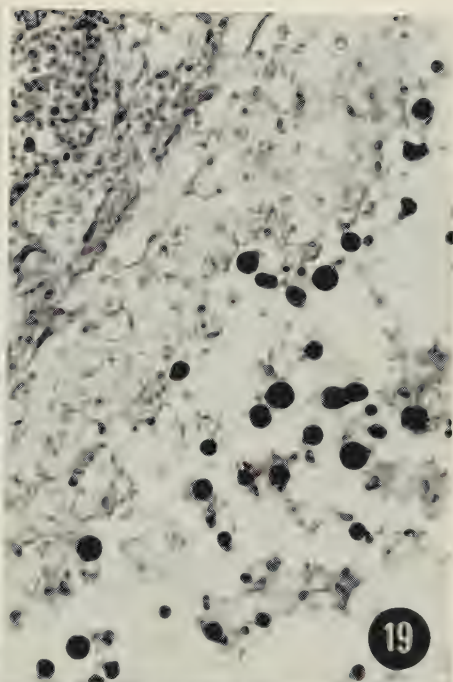
Fig. 20 : Photographie montrant une cellule géante plurinucléée au milieu de cellules d'un follicule post-ovulatoire.

Fig. 21 — Follicule atrétique de taille moyenne. Parmi les cellules de la granulosa on observe des mitoses dont l'une est intéressée par la préparation.

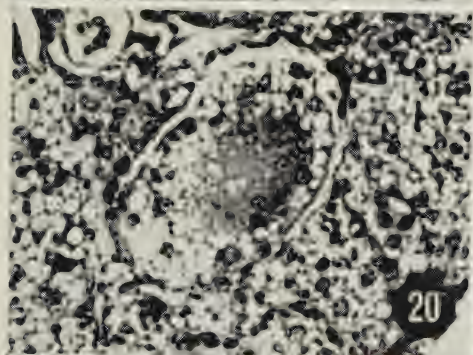
Fig. 22 : Follicule atrétique de petite taille. La cavité vitelline primitive est, sur cette coupe, entièrement comblée par les cellules phagocytaires. Le follicule a considérablement diminué de volume.



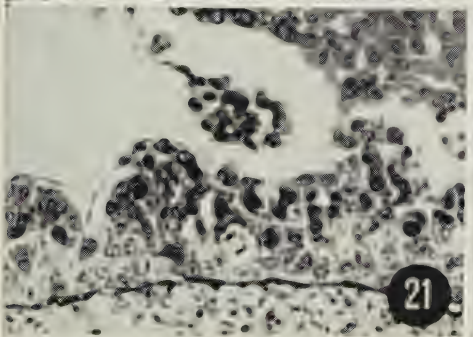
18



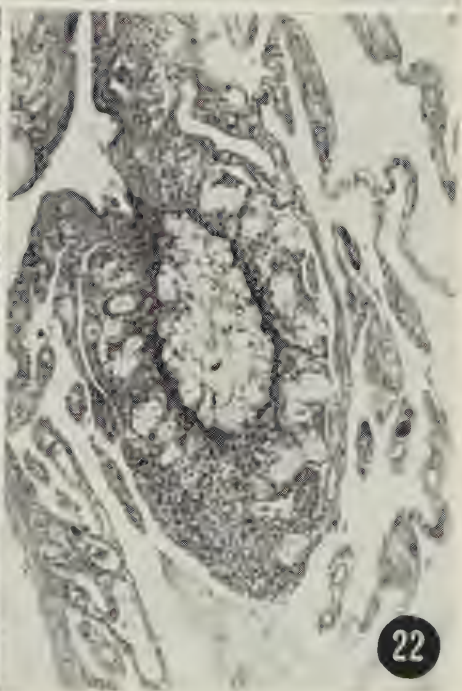
19



20



21



22

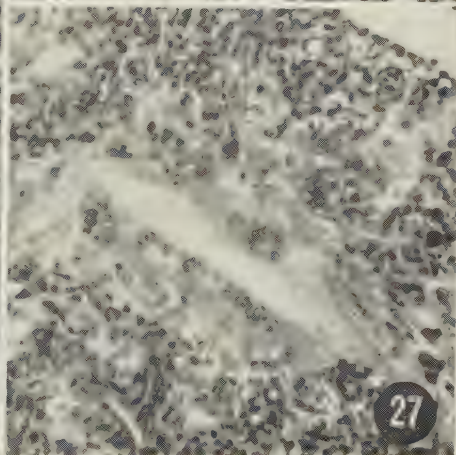
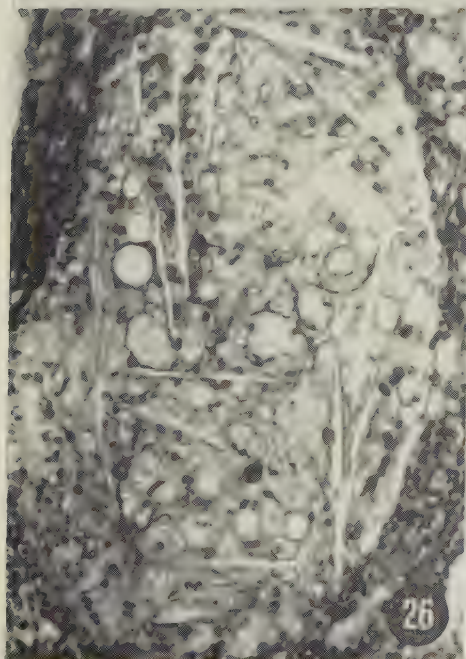
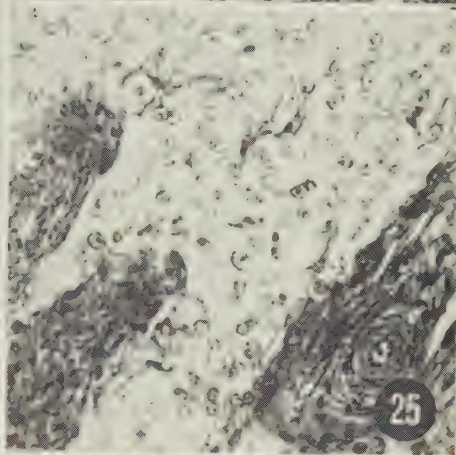
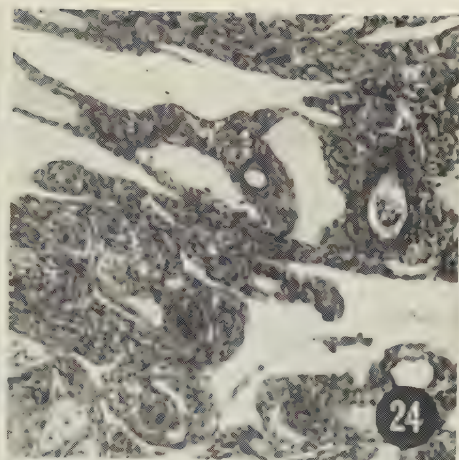
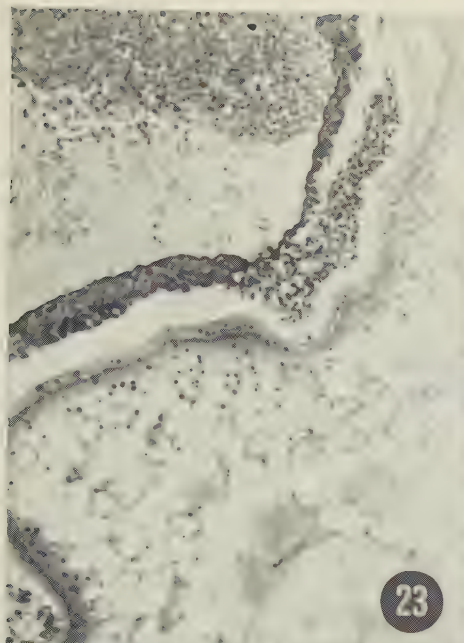
Fig. 23 : Follicule atrétique de taille moyenne. La granulosa décollée par un exsudat hémorragique, refoule le vitellus déjà fortement vacuolisé. De nombreuses cellules de cette granulosa sont en cours de dégénérescence.

Fig. 24 : Image destinée à montrer l'aspect lacunaire du stroma ovarien chez la Poule en période de repos.

Fig. 25 : Poule au repos depuis 2 mois; on observe la présence de cellules claires groupées en cordons.

Fig. 26 : Cette image montre des fentes minces et allongées, au niveau d'un follicule atrétique, au vingtième jour de la couvaison.

Fig. 27 : Ces mêmes fentes, photographiées ici un mois et demi après le début de la couvaison, sont bordées par de volumineuses cellules géantes.



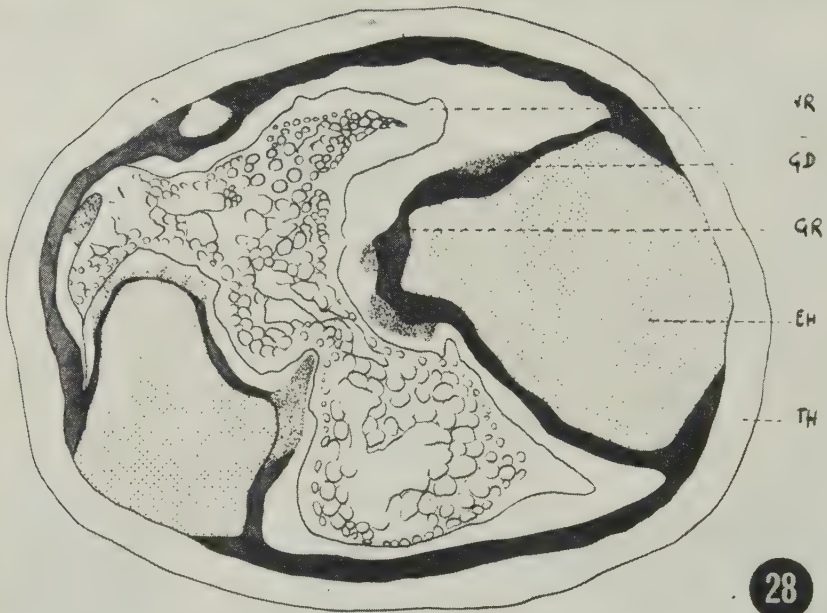


Fig. 28 : Schéma d'un follicule atrétique de taille moyenne, entouré par les thèques interne et externe (TH). Le vitellus, au centre, est refoulé (VR) et vacuolisé. En plusieurs endroits la granulosa est refoulée (GR) par un exsudat hémorragique (EH), délimitant ainsi de nouvelles cavités au sein de la cavité vitelline primitive. Les cellules de la granulosa dégénèrent en plusieurs endroits (GD).

RÉFÉRENCES

- ADAMS (J.-L.). — Progesterone-induced unseasonable molt in single comb white Leghorn pullets.
Poultry sci., 1955, **34**, 702-707.
- ASSENMACHER (I.). — La mue des oiseaux et son déterminisme endocrinien.
Alauda, 1958, **26**, 241-289.
- ATLAND (P.-D.). — Observations on the structure of the reproductive organs of the box Turtle.
J. morph., 1951, **89**, 599-615.
- BARRACLOUGH (C.-A.), SAWYER (C.-H.). — Induction of pseudo-pregnancy in the rat by reserpine and chlorpromazine.
Endocrinology, 1959, **65**, 563-571.
- BATES (R.-W.), LAHR (E.-L.), RIDDLE (O.). — The gross action of prolactin and follicle stimulating hormone on the mature ovary and sex accessories of fowl.
Am. j. physiol., 1935, **111**, 361.
- BENOIT (J.). — Sur l'origine des cellules interstitielles de l'ovaire de la poule.
C.R. Soc. biol. (Paris), 1926, **94**, 873.
- BORING (A.-M.), PEARL (R.). — Sex studies, 9 : Interstitial cells in the reproductive organs of the chicken.
Anat. rec., 1917, **13**, 253-268.
- BRAMBELL (F.-W.-R.). — Ovarian changes.
In : *Marshall's Physiology of Reproduction*, ed. by PARKES (A.-S.), vol. I, part 1, London, Longmans, Green and Co, 1956, 397-542. (p. 505-506).
- BRARD (E.). — Action de la progestérone sur le cycle ovarien de la poule et l'oviposition.
C.R. Acad. sci. (Paris), 1956, **242**, 2983-2985.
- BRARD (E.). — Recherches sur la physiologie de l'ovaire et de la ponte chez la Poule (*Gallus domesticus*).
Thèse Sciences (Paris), 1962. (Masson et Cie édit. 1961).

- BREITSCHNEIDER (L.-H.), DUYVENE DE WIT (J.-J.). — Sexual endocrinology of non mammalian vertebrates.
Amsterdam, Elsevier Publ. Co., 1947, 146 p.
- BRÜNN (von). — Die Rückbildung ausgestossener Eierstockeier bei den Vögeln.
Festschrift für Henle, 1882.
- CUNNINGHAM (J.-T.), SMART (W.-A.-M.). — The structure and origin of corpora lutea in some of the lower vertebrata.
Proc. roy. Soc. Lond., 1934, **116**, 258-281.
- DAVIS (D.-E.). — The bursting of the avian follicles at the beginning of atresia.
Anat. rec., 1942 a, **82**, 153.
- DAVIS (D.-E.). — The regression of the avian post-ovulatory follicle.
Anat. rec., 1942 b, **82**, 297-307.
- DUBUISSON (H.). — Dégénérescence des ovules chez le moineau, la poule et le pigeon.
C.R. Soc. biol. (Paris), 1905, **59**, 472.
- DUBUISSON (H.). — Contribution à l'étude du vitellus.
Arch. Zool. exp. Génét., 1906, IV^e série, **5**, 153.
- FELL (H.-B.). — Histological studies on the gonads of the fowl. 2 : The histogenesis of the so-called « Luteal » cells in the ovary.
Brit. j. exp. Biol., 1924, **1**, 293.
- FELL (H.-B.). — Histological studies on the gonads of the fowl. 3 : The relationship of the « Luteal » cells of the ovary of the fowl to the tissue occupying the atretic and discharged follicles, and the question of the homology of the latter tissue and the mammalian corpus luteum.
Quart. j. micr. Sci., 1925, **69**, 591-609.
- FEVOLD (H.-L.). — *Ann. N.Y. Acad. sci.*, 1943, **43**, 321.
- FIRKET (J.). — Recherches sur l'organogenèse des glandes sexuelles chez les oiseaux.
Arch. biol. (Paris), 1914, **29**, 201.
- FIRKET (J.). — Recherches sur l'organogenèse des glandes sexuelles chez les oiseaux.
Arch. biol. (Paris), 1920, **30**, 393.
- FRAPS (R.-M.), DURY (A.). — Occurrence of premature ovulation in the domestic fowl following administration of progesterone.
Proc. Soc. exp. biol. med., 1943, **52**, 346.
- FRAPS (R.-M.), FEVOLD (H.-L.), NEHER (B.-H.). — Ovulatory response of the hen to presumptive luteinizing and other fractions free from fowl anterior pituitary tissue.
Anat. rec., 1947, **99**, 571.
- FRAPS (R.-M.), HOOKER (C.-W.), FORBES (T.-R.). — Progesterone in blood plasma of the ovulating hen.
Science, 1948, **108**, 86-87.

- FRAPS (R.-M.), HOOKER (C.-W.), FORBES (T.-R.). — Progesterone in blood plasma of cocks and non ovulating hens.
Science, 1949, **109**, 493.
- FRAPS (R.-M.), RILEY (G.-M.). — Hormone-induced ovulation in the domestic fowl.
Proc. Soc. exp. biol. med., 1942, **49**, 253.
- GABE (M.), SAINT-GIRONS (H.). — Données histophysiologiques sur l'élaboration d'hormones sexuelles au cours du cycle reproducteur chez *Vipera aspis* (L.).
Acta Anat., 1962, **50**, 22-51.
- GABUTEN (A.-R.), SHAFFNER (C.-S.). — A study of the physiological mechanism effecting specific gravity of chicken eggs.
Poultry sci., 1954, **33**, 47-53.
- GIACOMINI (E.).
Monit. zool ital., 1896, **12**, 214-219.
- GOODALE (H.-D.). — Interstitial cells in the gonads of domestic fowl.
Anat. rec., 1919, **16**, 247-250.
- GRIGNON (G.). — De quelques rapports observés chez l'embryon de Poule entre les ébauches épithéliale et nerveuse de l'hypophyse.
C.R. Ass. anat., 1950, 37^e réunion, Louvain, 546-548.
- HARRIS (P.-C.), SHAFFNER (C.-S.). — Effect of season and thyroidal activity on the molt response to progesterone in chickens.
Poultry sci., 1957, **36**, 1186-1193.
- HENNEGUY (L.-F.). — Recherches sur l'atrésie des follicules de Graaf chez les mammifères et quelques autres vertébrés.
J. anat. physiol. (Paris), 1894, **30**, 1.
- HERLANT (M.), GRIGNON (G.). — Le lobe glandulaire de l'hypophyse chez la Tortue terrestre (*Testudo mauritanica* Dumer.). Etude histochimique et histophysiologique.
Arch. biol. (Liège), 1961, **72**, 97-151.
- HETT (J.). — Das Corpus luteum der Dohle (*Colaeus monedula*).
Arch. mikr. Anat., 1923, **97**, 718.
- HIMENO (K.), TANABE (Y.). — Studies on the mechanism of molting in the hen. Effect of Enheptin (2 amino-5 nitrothiazole) on ovarian and thyroidal functions and molting.
Endocr. jap., 1957 a, **4**, 268-272.
- HIMENO (K.), TANABE (Y.). — Mechanism of molting in the hen.
Poultry sci., 1957 b, **36**, 835-842.
- JUHN (M.), HARRIS (P.-C.). — Responses in molt and lay of fowl to progestins and gonadotrophins.
Proc. Soc. exp. biol. med., 1956, **92**, 709-711.
- KOCH (W.). — Untersuchungen über die Entwicklung des Eierstockes der Vögel. 1 : Die postembryonale Entwicklung der Form und des Aufbaues des Eierstockes beim Haushuhn (*Gallus domesticus* L.).
Z. Mikr.-Anat. Forsch., 1926, **7**, 1.

- LACASSAGNE (L.). — Contrôle endocrinien et nerveux de l'ovulation chez la poule. Facteurs internes.
Ann. Zootech., 1956, **5**, 335-362.
- LACASSAGNE (L.). — Action de la dl-thyroxine sur la durée d'évolution de la phase de grand accroissement du follicule chez la Poule domestique.
C.R. Acad. sci. (Paris), 1957, **245**, 1830-1832.
- LAYNE (D.-S.), COMMON (R.-H.), MAW (W.-A.), FRAPS (R.-M.). — Presence of progesterone in extracts of ovaries of laying hens.
Proc. Soc. exp. biol. med., 1957, **94**, 528-529.
- LEGAIT (H.). — Contribution à l'étude morphologique et expérimentale du système hypothalamo-neurohypophysaire de la Poule Rhode-Island.
Nancy, Soc. Imp. Typ., 1959, 221 p.
(Thèse d'agrégation de l'Enseignement supérieur, Louvain, 1959.)
- LOYEZ (M.). — Recherches sur le développement ovarien des œufs méroblastiques à vitellus nutritif abondant.
Arch. anat. micr., 1905, **8**, 69.
- MARZA (V.-D.), MARZA (E.-V.). — The formation of the hen's egg.
Quart. j. micr. Sci., 1935, **78**, 133-189.
- MATTHEWS (L.-H.), MARSHALL (F.-H.-A.). — Cyclical changes in the reproductive organs of the lower vertebrates.
In : *Marshall's Physiology of Reproduction*, ed. by Parkes (A.-S.), vol. I, part. I, London, Longmans, Green and Co, 1956, 156-225 (p. 213).
- NALBANDOV (A.-V.), CARD (L.-E.). — Effect of F.S.H. and L.H. upon the ovaries of immature chicks and low-producing hens.
Endocrinology, 1946, **38**, 71.
- NISHIZUKA (Y.). — Histological studies on ovaries : mainly histochemical observations on the ovarian endocrine functions.
Acta Schol. med. Univ. imp. Kioto, 1954, **31**, 215-257.
- NONIDEZ (J.-F.). — Estudios sobre las gónadas de la gallina. 2 : El tejido intersticial del ovario.
Libro en honor de D.S. Ramón y Cajal, Madrid, 1922, **2**, 137.
- NOVAK (J.), DUSCHAK (F.). — Die Veränderungen der Follikelhüllen beim Haushuhn nach dem Follikelsprung.
Z. Anat. Entwickl.-Gesch., 1923, **69**, 483.
- OLSEN (M.-W.), FRAPS (R.-M.), NEHER (B.-H.). — Timing of normal and experimental induced preovulatory changes in the hen's ovum.
Anat. rec., 1947, **99**, 660.
- PEARL (R.), BORING (A.-M.). — Sex studies, 10 : The corpus luteum in the ovary of the domestic fowl.
Am. j. anat., 1918, **23**, 1-35.

- PETIT (M.). — Sur l'appareil génital de la poule.
Bull. Acad. vét. France, 1948, **21**, 211-214.
- PFEIFFER (C.-A.), KIRSCHBAUM (A.). — Relation of interstitial cell hyperplasia to secretion of male hormone in the sparrow.
Anat. rec., 1943, **85**, 211-229.
- PINO (J.-A.), ROSENBLATT (L.-S.), HUDSON (C.-B.). — Inhibition of pituitary gonadotropic hormone secretion by Enheptin (2-amino-5-nitrothiazole).
Proc. Soc. exp. biol. med., 1954, **87**, 201-207.
- RIDDLE (O.), SCHOOLEY (J.-P.). — Tests indicating absence of progesterone in fowl ovary.
Anat. rec., 1938, **72** (suppl.), 59.
- ROBBLEE (A.-R.), CLAUDININ (D.-R.). — The use of 2-amino-5-nitrothiazole for the induction of molt in yearling hens.
Poultry sci., 1955, **34**, 989-995.
- ROTHCHILD (I.), FRAPS (R.-M.). — On the function of the ruptured ovarian follicle of the domestic fowl.
Proc. Soc. exp. biol. med., 1944, **56**, 79-82.
- ROTHCHILD (I.), FRAPS (R.-M.). — The relation between ovulation frequency and the incidence of follicular atresia following surgical operations in the domestic hen.
Endocrinology, 1945, **37**, 415-430.
- ROWAN (W.). — A unique type of follicular atresia in the avian ovary.
Trans. roy. Soc. Can., 1930, sect. V, **24**, 157-164.
- SHAFFNER (C.-S.). — Feather papilla stimulation by progesterone.
Science, 1954, **120**, 345.
- SHAFFNER (C.-S.). — Progesterone induced molt.
Poultry sci., 1955, **34**, 840-842.
- STIEVE (H.). — Über experimentell, durch veränderte äussere Bedingungen hervorgerufene Rückbildungsvorgänge am Eierstock des Haushuhn (*Gallus domesticus*).
Arch. Entw. Organ., 1918, **44**, 531.
- TABER (E.). — Correlations between ovarian histology and sexual characters in brown Leghorn chicks.
Anat. rec., 1947, **99**, 572.
- TABER (E.). — Androgen secretion in the fowl.
Endocrinology, 1951, **48**, 6-16.
- TANABE (Y.), HIMENO (K.), NOZAKI (H.). — Thyroid and ovarian function in relation to molting in the hen.
Endocrinology, 1957, **61**, 661-666.
- ZELLER (F.-J.). — The effects of stilbestrol on the ovary of the immature white Leghorn pullet.
Proc. Indiana Acad. sci., 1958, **67**, 309-311.
-

TABLE DES MATIERES

AVANT - PROPOS	3
INTRODUCTION	5

PREMIERE PARTIE :

Chapitre I: Matériel et Techniques	9
Chapitre II: Morphologie de l'ovaire	15
I. — Morphologie générale	15
II. — Structure de l'ovaire	16
— Historique	18
— Recherches personnelles	30
— Ovaire de la poule en période de ponte....	30
— Ovaire de la poule au repos sexuel	47
— Ovaire de la poule en période de couvaison	48
— Discussion	52

DEUXIEME PARTIE :

Modifications de l'ovaire au cours de diverses conditions expérimentales	59
RÉSUMÉ et CONCLUSIONS	66
PLANCHES	69
RÉFÉRENCES	81

VU, le 10 décembre 1962

Le Président de Thèse,
Professeur E. LEGAIT

VU et Approuvé, le 11 décembre 1962

Le Doyen,
Professeur A. BEAU

VU et Permis d'imprimer, le 12 décembre 1962

Le Recteur,
Président du Conseil de l'Université
P. IMBS

